

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

COMPARAISON DE LA DYNAMIQUE FORESTIÈRE SUITE À DES
PERTURBATIONS SECONDAIRES NATURELLES ET DES COUPES
PARTIELLES

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
BENOIT GENDREAU-BERTHIAUME

JUIN 2010

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENT

Je voudrais tout d'abord remercier mes parents pour leur support tout au long de mes études universitaires. Ils m'ont permis de me consacrer presque exclusivement à mes études et à mes autres passions. Je voudrais également dire un gros merci à ma femme Magali qui a su m'encourager même dans les moments les plus difficiles. Merci pour ton soutien, je n'aurais pas pu y arriver sans toi.

Je voudrais remercier mon directeur Daniel Kneeshaw qui a été pour moi une inspiration autant au niveau académique que dans la vie en général. Dan, malgré les embûches que la vie a sut mettre sur ton chemin tu as toujours su maintenir ta joie de vivre et ton sens de l'humour. De plus, tu m'as permis de croire qu'il était possible de devenir un grand chercheur tout en étant un père de famille exceptionnel et une aguerri de pleins airs. Un gros merci aussi à mon co-directeur Brian Harvey qui a également été un modèle à mes yeux. Tu as été un co-directeur à qui j'en ai parfois demandé beaucoup (pour un co-directeur) mais qui a toujours trouvé le temps pour répondre à mes questions. Merci aussi pour toutes ces belles soirées dans ta magnifique demeure lors de mes étés sur le terrain (merci à Suzanne de nous avoir endurés) et pour les longues discussions dans le sauna où j'ai vraiment appris à mieux te connaître.

Je n'aurais jamais pu compléter mes plusieurs mois de terrain sans l'aide d'Olivier Castonguay et Gabriel Bernard-Lacaille. Merci d'avoir enduré les rudes conditions météorologiques et les longues journées de travail. Merci également à Julie Fradette et Gabriel Bernard-Lacaille pour le minutieux travail en dendro, je n'en serais jamais venu à bout sans vous.

Finalement un gros merci à tous mes collègues du CEF ainsi qu'à l'équipe des professionnels du CEF pour leur grande disponibilité et pour leur aide précieuse. Un merci particulier à Stéphane Daigle, Mélanie Desrochers et Daniel Lesieur qui ont beaucoup contribué au succès de ma maîtrise.

AVANT PROPOS

Ce projet de maîtrise avait initialement été conçu dans le but d'un éventuel passage au doctorat et comportait deux secteurs d'études (un au Témiscamingue et l'autre en Abitibi). J'ai finalement décidé de poursuivre mes études doctorales dans une autre province du Canada et donc dans le cadre de ce mémoire je présenterai uniquement les résultats finaux du secteur du Témiscamingue. Je présenterai toutefois mes observations et le travail accompli jusqu'à présent sur le secteur de l'Abitibi dans mes conclusions générales et dans l'Appendice A. Les données du secteur de l'Abitibi me permettront de rédiger un autre article suite à ma maîtrise.

Au Témiscamingue, des coupes partielles dans des forêts mixtes devaient être comparées initialement avec des peuplements affectés par la dernière épidémie de tordeuse de bourgeons de l'épinette (TBE, 1975-1984; Bouchard et al. (2006)). De tels peuplements n'ont pu être retrouvés sur le terrain, car premièrement la dernière épidémie a eu lieu il y a trente ans limitant les vestiges de son passage et deuxièmement les peuplements mixtes sont moins affectés par la TBE que les peuplements résineux (Su et al. 1996; Cappuccino et al. 1998; Campbell et al. 2008). Des peuplements mixtes récemment affectés (depuis 10 ans) par d'autres perturbations secondaires comme les chablis et la livrée des forêts (LF) ont donc été localisés pour la comparaison avec les coupes partielles. Ce mémoire est composé d'un chapitre rédigé en anglais sous forme d'article scientifique. Je suis le premier auteur de cet article tandis que mon directeur Daniel Kneeshaw et mon co-directeur Brian Harvey en sont les co-auteurs. J'ai élaboré ce projet dès le début en collaboration avec mon directeur et co-directeur. J'ai par la suite réalisé la récolte, la préparation et l'analyse des échantillons et des données ainsi que la rédaction de l'article grâce aux conseils et commentaires judicieux de mes superviseurs.

TABLE DES MATIÈRES

Avant propos	iii
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
LISTE DES FIGURES.....	viii
Résumé.....	xi
Chapitre 1	
Introduction générale	1
1.1 Mise en contexte de l'étude.....	2
1.2. Revue de littérature	5
1.2.1 Feux de forêts.....	6
1.2.2 Tordeuse de bourgeons de l'épinette de l'est (TBE).....	7
1.2.2.1 Historique.....	7
1.2.2.2 Mortalité.....	8
1.2.2.3 Régénération et succession	10
1.2.2.4 Impact des épidémies de TBE sur la croissance	12
1.2.3 Livrée des forêts.....	13
1.2.3.1 Historique.....	13
1.2.3.2 Mortalité.....	13
1.2.3.3 Impact des épidémies de LF sur la croissance	15
1.2.3.4 Relation entre épidémies de la livrée et de la tordeuse	16
1.2.3.5 Facteurs influençant les épidémies de LF	16
1.2.4 Chablis	17
1.2.4.1 Historique.....	17
1.2.4.2 Mortalité.....	18
1.2.4.3 Régénération et succession	20
1.2.5 Dynamique des trouées	22
1.2.6 L'aménagement forestier	24

1.2.6.1 Comparaison de l'aménagement actuel et des perturbations naturelles	24
1.2.6.2 Études récentes sur les coupes partielles.....	25
1.3 Objectif de l'étude.....	30
Chapitre 2	
Comparison of stand dynamics following natural secondary disturbances and partial harvesting	31
2.1 Abstract	32
2.2 Introduction	33
2.3 Methods.....	36
2.3.1 Study site.....	36
2.3.1.1 Partial cut stands	37
2.3.1.2 Natural mortality sites.....	37
2.3.2 Sampling method	38
2.3.2.1 Tree layer	38
2.3.2.2 Sapling layer.....	39
2.3.2.3 Regeneration Layer	40
2.3.2.4 Downed coarse woody debris	40
2.3.2.5 Dendrochronological measurements	41
2.3.3 Data analysis	41
2.3.3.1 Severity of disturbance.....	41
2.3.3.2 Sapling and regeneration composition.....	42
2.3.3.3 Structural diversity: Residual trees, snags and downed coarse woody debris	43
2.3.3.4 Growth response.....	43
2.4 Results	45
2.4.1 Severity of disturbances	45
2.4.2 Sapling and regeneration composition	46

2.4.3 Structural diversity: Residual trees, snags and downed coarse woody debris (CWD)	48
2.4.4 Growth response	49
2.4.4.1 Tree layer	49
2.4.4.2 Balsam fir advanced regeneration (saplings and regeneration)	51
2.5 Discussion	52
2.5.1 Differences between disturbances	52
2.5.2 Saplings and regeneration composition	54
2.5.3 Maintenance of structural diversity	55
2.5.4 Growth responses	56
2.5.5 Implications for forest management	59
Figure captions	61
Figures	63
Tables	71
Conclusion générale	76
Effet des différentes perturbations sur la régénération	77
Direction successionnelle suite aux différentes perturbations	78
Implications pour l'aménagement forestier	80
Études à long terme et autres aspects à évaluer	81
APPENDICE A	83
APPENDICE B	85
Références	98

LISTE DES TABLEAUX

- Table 1 : Mean total basal area (m²/ha) for all species measured in both partial cut treatments (SC and HARP) before (2003) and after harvesting (2004) and mean total basal area measured in control stands in 2003. Mean total basal area of living trees is also presented for each treatment. Basal areas were determined from DBH measurements made in five randomly positioned 400 m² plots per stand. Standard errors are presented in parentheses..... 71
- Table 2 : Mean basal area (m²/ha) of healthy, dying, and standing dead trees (degradation classes <3, 3 and >3 according to Imbeau and Desrochers 2002), in treatments sampled 5 years after harvesting. Basal area was determined from DBH measurement made in transects sampled in 2008. Standard errors are presented in parentheses and percentages of total basal area are in bold..... 72
- Table 3 : Mean basal area (m²/ha) of healthy, dying and dead trees of the different species sampled in 2008 in stands affected by natural mortality. Basal area was determined from DBH measurements made in transects. Standard errors are presented in parentheses and percentages of total basal area are in bold. 73
- Table 4 : Number of healthy trees of each dominance rank and balsam fir advance regeneration without major injuries sampled in each treatment and retained for the growth response analysis. Mean DBH of trees is presented in parentheses. 74
- Table 5 : P values of the effects of treatment and dominance rank (or height class), the interaction between these effects and the random effect of the ANOVA models for each year relative to disturbance of each tree species and for balsam fir advance regeneration (sapling and regeneration)..... 75
- Table B1: Number of white birch and trembling aspen saplings established for each year since 2000 in treatments based on aging of stem disks collected at ground level. Total number of sapling stem disks sampled per treatment is in parentheses. 97

LISTE DES FIGURES

- Figure 1: Mean regeneration densities in the different treatments (HARP-H, SC, Control-C and natural mortality-NM) for each height class (5-30cm, 31-99cm, 1-2m, 2.1-4m and >4m) by shade tolerance group of tree species a) tolerant, b) moderately tolerant c) intolerant and d) for shrub species. The proportions occupied by each species are presented for each shade tolerance group except for shrub species which are grouped. Treatments with different letters have significantly different total stem densities. Error bars represent standard error. Note differences in Y-axes scales. 61
- Figure 2: Diameter frequency distribution of live trees (> 9cm DBH) in treatments in 2008..... 61
- Figure 3 : Mean total basal area (m²/ha) of snags with low and high degradation index for the different treatments (classes 4-6 and 7-8 respectively, according to Imbeau and Desrochers' (2002 classification) The proportion of total snag basal area occupied by the different species is also presented. Treatments with different letters have a significantly different total snag basal area ($p < 0.05$). Other species include red maple, white pine and eastern white cedar. Bars represent standard error..... 61
- Figure 4 : Mean total volume (m³/ha) of freshly downed woody debris (classes 1-3 according to Daniel et al. 1997) of broadleaf species and conifer species for the different treatments. The proportion of total volume of DWD occupied by the different species is also presented Treatments with different letters have significantly different total volumes of DWD ($p < 0.05$). Bars represent standard error. 61
- Figure 5 : Relative BA growth ratio of each treatment for a) trembling aspen b) white birch c) white spruce d) black spruce and e) balsam fir. Significant effects of treatment and dominance in the ANOVA model are indicated for each year on the x-axis. Significant effects of treatments are represented by * ($p < 0.05$), ** ($p < 0.01$), *** ($p < 0.0001$); significant effect of dominance ($p < 0.05$) is represented by † and a significant interaction ($p < 0.05$) between these effect by */†. When the interaction was not significant, treatments with different relative BA growth ratios are represented by different letters (Tukey post-hoc test). Bars represent standard error. 61

- Figure 6 : Relative radial growth ratios of each treatment for advance balsam fir regeneration of each height class a) 31-99cm, b) 1-2m, c) 2-4m and d) >4m tall. Scales of Y axes have been adjusted to better fit the data. Bars represent standard error. 62
- Figure B1: Last year of growth for all dead trees sampled in stands affected only by natural mortality. 85
- Figure B2 : Proportion of balsam fir a) regeneration 31-99cm tall and b) sapling (> 1m tall) stem disks sampled in each treatment established during 5-year intervals. Minimum years of establishment were determined from ring counts on disks taken at ground level. 86
- Figure B3 : Proportion of stems sampled in different positions relative to trail (residual strip, ≤ 2 m from the trail and in the trail) four years after partial cutting for each height class (5-30cm and 31-99cm regeneration; 1-2m, 2.1-4m and > 4m saplings) by shade tolerance group of tree species a) tolerant b) moderately tolerant c) intolerant and d) for shrub species. 88
- Figure B4: Mean proportion of basal area (BA) before disturbance and mean proportion of sapling density after disturbance by shade tolerance group: a) tolerant species b) moderately tolerant species and c) intolerant species. For each treatment significant differences (using t-tests) between measurements taken before and after disturbances are presented by different letters. Error bars represent standard error. 89
- Figure B5: Mean volume (m³/ha) of highly decomposed downed woody debris (classe 4-5 according to Daniel et al. 1997) for the different treatments. Bars represent standard error. 89
- Figure B6: Mean basal area (BA) growth from 1975 to 2007 for each treatment and each conifer species a) white birch, b) trembling aspen, c) white spruce d) white pine, e) black spruce and f) balsam fir. Bars represent standard error. 91
- Figure B7: Mean radial growth from 1975 to 2007 for each treatment of advance balsam fir regeneration of each height class a) 31-99cm, b) 1-2m, c) 2-4m and d) >4m tall. Y axis do not always have the same values in order to better fit the data. Bars represent standard error. 93

- Figure B8: Relative basal area growth of a) dominant and b) pole size white birch of each treatment. Bar represent standard error. 94
- Figure B9: Relative basal area growth of a) dominant and b) pole size white spruce of each treatment. Bar represent standard error. 95
- Figure B10: Relative basal area growth of a) dominant and b) pole size black spruce of each treatment. Bar represent standard error. 96

RÉSUMÉ

Récemment, il y a eu une augmentation de l'intérêt pour des pratiques forestières inspirées de la dynamique des perturbations naturelles. Plusieurs études ont comparé les effets des coupes totales avec les feux de forêt dans le but de réduire l'écart entre les forêts aménagées et les forêts perturbées par les perturbations naturelles. Par contre, très peu d'études ont évalué les différences entre les coupes partielles et les perturbations partielles en forêt naturelle. L'objectif principal de cette étude était donc de comparer des coupes partielles (coupe de succession (CS) et coupe avec protection des petites tiges marchandes (CPPTM)) avec des peuplements affectés par des perturbations secondaires comme les chablis et les épidémies de livrée des forêts. Dans ce contexte, le présent projet porte sur les effets de différentes perturbations sur 1) la composition des strates de régénération, 2) la diversité structurelle (distribution diamétrale des tiges résiduelles vivantes, surface terrière des chicots et volume de bois mort au sol) et finalement 3) la réponse de croissance de la régénération avancée et des différentes espèces d'arbre selon leur statut social (dominant vs dominée).

Dans les sites de coupe partielle, l'augmentation rapide de la lumière et la destruction de la strate de régénération dans les sentiers ont favorisé l'installation de densités plus élevées d'espèces intolérantes à l'ombre (surtout le peuplier faux-tremble) comparativement aux sites affectés par les perturbations secondaires naturelles. Par contre, la protection de la régénération avancée dans les bandes résiduelles a permis aux coupes partielles de maintenir des densités similaires d'espèces tolérantes à l'ombre (surtout le sapin baumier) dans tous les sites. Suite aux coupes partielles, il y a donc un retour à des compositions similaires à celles avant la coupe tandis que dans les sites affectés par les perturbations secondaires naturelles il y a une augmentation de la proportion des espèces tolérantes à l'ombre.

Les coupes partielles ont réussi à maintenir plusieurs attributs de diversité structurelle similaires aux peuplements affectés par les perturbations secondaires naturelles. Premièrement, toutes les perturbations ont maintenu des tiges résiduelles vivantes d'une large gamme de grandeur malgré que les coupes partielles aient conservé moins de tiges de plus de 30 cm de diamètre. Les coupes partielles ont également su maintenir des surfaces terrières d'arbre mort debout et des volumes de bois mort au sol comparable aux sites affectés par les perturbations secondaires. Par contre, les CPPTM ont maintenu très peu de chicots et de tiges résiduelles vivantes de bouleau et de peuplier, deux espèces importantes pour la nidification de la faune cavicole.

Suites aux différentes perturbations, la croissance radiale de la régénération avancée a augmenté de façon similaire suite aux différentes perturbations malgré qu'un délai de croissances (2 ans) soit observé uniquement dans les CPPTM. Suite aux coupes

partielles, toutes les espèces d'arbres ont eu des augmentations de croissance tandis que dans les peuplements naturels affectés par les perturbations secondaires, les réponses de croissance étaient semblables à celles des sites témoins. Les tiges résiduelles de sapin baumier et d'épinette blanche ont subi les augmentations de croissance les plus élevées et les plus rapides (délai de 2 ans) tandis que les tiges d'épinette noire et de pin blanc ont eu des augmentations moins importantes.

Cette étude a donc démontré que les coupes partielles peuvent être utilisées dans le but de maintenir des forêts mixtes en stade intermédiaire de succession. De plus, les coupes partielles peuvent répondre à plusieurs objectifs d'aménagement autant au niveau du maintien de la structure des peuplements, un attribut important pour la biodiversité, qu'au niveau de la production ligneuse. Donc dans les peuplements mixtes, les coupes partielles devraient être considérées comme une alternative aux coupes totales ou aux CPRS traditionnelles sur une portion du territoire.

Mots clés : Perturbations partielles, coupes partielles, forêts mixtes, chablis, épidémie d'insectes.

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Chapitre 1

Introduction générale

1.1 Mise en contexte de l'étude

Historiquement, l'aménagement forestier visait avant tout le contrôle de la distribution des classes d'âge pour faciliter l'aménagement équin et les cycles de coupes dans le but de conformer la nature au modèle industriel de productivité optimale et de réduction des risques (Burton et al. 2003). Dans les dernières décennies, plusieurs événements, de nature sociale ou politique autant que de nature scientifique, ont amené les Canadiens à se questionner sur la durabilité des pratiques forestières traditionnelles (encadré 1.4 et 1.5 dans Burton et al.(2003)). Plusieurs des critiques à l'égard de l'aménagement traditionnel sont présentées dans les paragraphes suivants.

Malgré plusieurs mesures et programmes actuellement en place au Québec pour réduire les impacts de la foresterie sur la biodiversité, tels que les OPMV (Objectifs de protection et de mise en valeur) et le programme d'Écosystèmes forestiers exceptionnels, selon Bergeron et al. (1999), le cadre actuel d'aménagement forestier diminue la diversité des écosystèmes en limitant la distribution des classes d'âges des peuplements au niveau du paysage. En effet, l'aménagement actuel tend à rajeunir l'âge moyen des forêts en réduisant les superficies de forêts plus âgées que le temps de la révolution forestière (Harvey et al. 2002; Bergeron 2004; Gauthier et al. 2008a). En forêt naturelle, le pourcentage de forêt ayant plus de 100 ans varie entre 15 % et 81 % dépendamment des cycles de feu des différentes régions du Canada (Bergeron 2004) et au Québec, le pourcentage de forêt ayant plus de 100 ans, calculés en fonction des taux historiques de brûlage, varie entre 46 % et 73 % selon la région

(Gauthier et al. 2008a). Or, le maintien d'une proportion de forêts plus vieilles sur le territoire est considéré important pour maintenir la diversité d'habitats et des espèces, car certaines espèces de lichens, de bryophytes et d'invertébrés ainsi que le caribou forestier sont plus abondantes ou sont spécifiques aux vieilles forêts (Hansen et al. 1991; Haila 1994; Courtois et al. 2001; Boudreault et al. 2002).

De plus, l'aménagement traditionnel impose souvent une rotation cyclique de peuplements de composition similaire sur des sites où, dans certaines régions, la dynamique naturelle implique une transition entre des peuplements de composition différente (Bergeron et Harvey 1997). Ces auteurs présentent deux préoccupations quant à l'effet de rotations répétées de mêmes espèces sur la productivité: 1) la présence de conifères réduit la disponibilité des nutriments et pourrait ainsi diminuer les rendements après plusieurs rotations successives et 2) puisque le peuplier est une espèce très exigeante en calcium (Paré et al. 1993), une déficience en cet élément et des réductions de productivité pourraient être occasionnées suite aux rotations cycliques de cette espèce (surtout lors de récolte par arbre entier, Paré et al.(2002)). Donc, un retour à la composition d'avant la coupe n'est pas nécessairement souhaitable pour le maintien de la productivité à long terme des écosystèmes. Finalement, plusieurs études ont démontré que l'aménagement traditionnel simplifiait la composition forestière, diminuant la diversité d'espèces et engendrant un plus grand couvert arbustif ou d'espèces envahissantes que des perturbations naturelles (Peltzer et al. 2000; McRae et al. 2001; Kembell et al. 2006).

L'aménagement écosystémique pourrait pallier à plusieurs problèmes reliés à l'aménagement forestier traditionnel. L'aménagement écosystémique s'est beaucoup concrétisé depuis le début des années 1990 (Grumbine 1994; Galindo-Leal et Bunnell 1995; Bergeron et Harvey 1997; Angelstam 1998; Bergeron et al. 1999; Landres et al. 1999; Niemelä 1999; Kuuluvainen 2002b; Brais et al. 2004b; Reier et al. 2005; Volney et Hirsch 2005; Gauthier et al. 2008b). Malgré des différences entre les

multiples définitions associées à l'aménagement écosystémique, Gauthier et al. (2008b) présentent plusieurs concepts clés qui font consensus :

- respecter et maintenir l'intégrité écologique,
- considérer l'écosystème à de multiples échelles spatiotemporelles,
- établir des cibles en s'inspirant des meilleures connaissances disponibles et **comparer les écosystèmes aménagés et naturels avec le but de réduire des écarts,**
- assurer un suivi des objectifs à l'aide d'indicateurs et
- adapter continuellement l'aménagement au fur et à mesure que les connaissances évoluent.

S'inspirer de la dynamique des perturbations naturelles et de la dynamique des écosystèmes naturels pour planifier l'aménagement forestier et pour adapter nos pratiques sylvicoles est l'un des principes de mise en œuvre de l'aménagement écosystémique (Bergeron et Harvey 1997; Angelstam 1998; Bergeron et al. 1999). Un des fondements de cette stratégie est que la diversité des structures et les fonctions des écosystèmes forestiers naturels sont fondamentalement régies par la dynamique naturelle et que les différents écosystèmes sont résilients face aux perturbations (Attiwill 1994; Burton et al. 2003). Dans ce contexte, une bonne connaissance du régime des perturbations naturelles et de son impact sur les processus de succession (mortalité, recrutement, croissance et compétition) est essentielle au développement de telles stratégies d'aménagement. De plus, une diversification des pratiques sylvicoles sera nécessaire pour arriver à se rapprocher de la variation de sévérité, de fréquence, de patrons et de superficies perturbées que l'on retrouve dans un paysage régi par les perturbations naturelles (Bergeron et al. 1999; Kuuluvainen 2002b). En d'autres mots, bien connaître le régime des perturbations d'un territoire et diversifier nos pratiques sylvicoles sont essentiels pour arriver à réduire l'écart entre les forêts aménagées et les forêts naturelles.

Comme le feu est la perturbation principale en forêt boréale, elle est l'une des plus étudiées et celle avec laquelle les méthodes d'aménagement actuelles ont été les plus

comparées (Carleton et Maycock 1994; Peltzer et al. 2000; McRae et al. 2001; Reich et al. 2001; Kembell et al. 2006). Moins d'études ont porté sur les perturbations partielles ou secondaires telles que les épidémies d'insectes et les chablis et leur comparaison avec des méthodes d'aménagements alternatives. L'objectif principal de ce projet sera de comparer les effets de coupes partielles expérimentales avec ceux de la mortalité naturelle suite à des perturbations secondaires. La composition en espèces, la structure forestière et la réponse de croissance des différentes espèces présentes seront les aspects évalués suite aux différentes perturbations.

1.2. Revue de littérature

Il y a eu un changement majeur de paradigme en écologie lorsque les écosystèmes présentés auparavant comme des systèmes à l'état d'équilibre ont été de nouveau considérés comme des systèmes dynamiques (Niemelä 1999; Kuuluvainen 2002b). Certains auteurs affirment que trop d'importance était accordée à la succession dans cette vision des écosystèmes à l'état d'équilibre et que le rôle des perturbations était sous-estimé (Kuuluvainen 2002a). Le changement de paradigme débuta lorsque les écologistes ont réalisé que les perturbations naturelles sont communes et qu'elles jouaient un rôle important dans plusieurs types d'écosystèmes (Pickett et White 1985). Depuis, le rôle des perturbations dans le renouvellement et le maintien de la biodiversité dans les écosystèmes forestiers fait consensus dans le milieu scientifique (Kuuluvainen 2002a). Par ailleurs, une revue de littérature extensive d'Attiwill (1994) a démontré que les perturbations naturelles sont fondamentales au développement de la structure et des fonctions des écosystèmes forestiers.

Depuis une vingtaine d'années, il y a eu une augmentation de l'intérêt pour des pratiques forestières inspirées de la dynamique des perturbations forestières

(Bergeron et Harvey 1997; Angelstam 1998; Niemelä 1999; Harvey et al. 2002).

Cette approche est basée sur la prémisse que les espèces se sont adaptées aux régimes de perturbations des forêts où on les retrouve (Niemelä 1999; Adamowicz et Burton 2003). Comprendre le régime des perturbations, les processus écologiques impliqués et leurs effets sur la succession pour un territoire donné est la première étape importante dans le développement de stratégie d'aménagement inspirée de la dynamique des perturbations naturelles (Attiwill 1994; Landres et al. 1999; Harvey et al. 2002; Kuuluvainen 2002b). Comme cette étude se situe en forêt boréale mixte, une description des différentes perturbations naturelles présentes sur ce territoire et de leurs effets sur la dynamique de peuplements sera présentée dans les sections suivantes. Ensuite, un aperçu des effets de l'aménagement actuel et de certaines coupes partielles expérimentales effectuées en forêt boréale mixte sera présenté.

1.2.1 Feux de forêts

Le feu est la perturbation naturelle la plus importante en forêt boréale et l'effet de cette perturbation sur la succession et les écosystèmes a été étudié abondamment dans les dernières décennies. Le cycle des feux (c.-à-d., le temps nécessaire pour brûler une superficie équivalente à une aire d'étude) a augmenté depuis la fin du Petit Âge Glacière (ca.1850) autant dans l'Ouest canadien (Weir et al. 2000) que dans l'Est canadien (Bergeron et Archambault 1993; Bergeron et al. 2001). De plus, avec les changements globaux futurs, Flannigan et al. (2000) prédisent que la fréquence des feux de forêts pourrait augmenter en Amérique du Nord. Toutefois, selon (Bergeron et al. 2006), les fréquences futures des feux diminueront dans la majorité des régions du Québec, en dessous des fréquences historiques. Une diminution de la fréquence des feux augmenterait l'importance des perturbations secondaires par d'autres agents, notamment les insectes et le vent. Une réduction de la fréquence des feux a déjà été

associée avec une augmentation de la fréquence, de l'ampleur et de la sévérité des épidémies de tordeuses de bourgeons de l'épinette de l'est (TBE) *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Blais 1983; Bergeron et al. 2002), ainsi que d'une augmentation de la durée et de la sévérité des épidémies de la tordeuse occidentale de l'épinette, *Choristoneura occidentalis* Freeman (Anderson et al. 1987). De plus, les épidémies d'insectes devraient gagner en importance avec une augmentation de la température annuelle (Volney et Fleming 2000). Les perturbations secondaires par les insectes et le vent ont par contre été moins étudiées que le feu en forêt boréale. Les connaissances acquises jusqu'à maintenant sur les trois principales perturbations secondaires (tordeuse de bourgeons de l'épinette, livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hbn.) et chablis) de la forêt boréale seront présentées dans les sections suivantes.

1.2.2 Tordeuse de bourgeons de l'épinette de l'est (TBE)

1.2.2.1 Historique

L'historique des épidémies de la TBE a été étudié très tôt au 20^e siècle dans l'est du Canada (Craighead 1924; Blais 1954) mais a reçu une attention considérable dans les dernières décennies (Blais 1983; Morin et Laprise 1990, 1993; Jardon et al. 2003; Boulanger et Arseneault 2004). Blais (1983) suggère que les épidémies de la TBE sont survenues plus fréquemment, qu'elles étaient plus sévères et plus synchronisées au 20^e siècle que précédemment dû aux pratiques forestières qui favorisent le sapin baumier (*Abies balsamifera*), l'hôte principale de la TBE. Il mentionne, entre autres, l'effet de la récolte des forêts de pin blanc qui se régénéraient davantage en sapin et en épinette, la protection contre les feux qui favoriseraient le sapin et l'utilisation des pesticides contre la TBE. Par contre, Boulanger et Arseneault (2004) ont démontré

que la fréquence des épidémies de TBE a été relativement constante depuis le 16^e siècle et que les épidémies étaient synchronisées dans l'espace depuis les 300 dernières années. Ces différences avec l'étude de Blais (1983) sont expliquées par le fait que l'étude de Blais (1983) utilisait uniquement des arbres vivants ce qui a probablement sous-estimé le signal des épidémies avant le milieu du 19^e siècle. Ces échantillons vivants étaient probablement dans un stade de régénération ou de régénération avancée, stade moins affecté par la TBE, au milieu du 19^e siècle. L'utilisation d'échantillons provenant de bâtiments, méthode présentée pour la première fois au Québec par Krause (1997), a permis à Boulanger et Arseneault (2004) de remonter plus loin dans le temps. Néanmoins, des épidémies cycliques de TBE avec un intervalle de 30 à 40 ans ont été documentées (Blais 1983; Royama 1984; Morin 1994; Krause 1997; Jardon et al. 2003; Boulanger et Arseneault 2004) malgré que certaines régions aient déjà connu des intervalles plus long (Blais 1983), probablement dû à des épidémies intermédiaires non décelées (Bouchard et al. 2006).

1.2.2.2 Mortalité

Blais (1958b) et Ghent (1958) démontrèrent que la mortalité suite à l'épidémie de TBE de 1947 à 1958 était proportionnelle au pourcentage de surface terrière occupé par le sapin baumier. Cette relation a depuis été confirmée par MacLean (1980), Bergeron et al. (1995) et Bouchard et al. (2006). Blais (1958b) avait également observé que les petits arbres supprimés poussant sous ou près d'arbres dominants ou codominants de l'espèce hôte mouraient en premier durant les épidémies, mais que la majorité des survivants faisaient également partie de cette catégorie. Blais (1958b) avait également observé que la mortalité débutait entre la quatrième et la septième année de défoliation sévère (moyenne de 5 ans). Ces résultats concordent avec ceux

d'une étude précédente de Belyea (1952) et ceux d'études plus récentes de Batzer (1973, 4^e année) et MacLean (1980, 4^e à 7^e année).

Blais (1958b) avait également observé que les arbres en floraison (mature) mouraient plus tôt que les arbres ne l'étant pas (immature). MacLean (1980) démontra également que les peuplements matures subissaient de la mortalité plus tôt que les peuplements immatures et qu'ils subissaient des niveaux de mortalité plus importants (mature 70-100% de mortalité; immature 30-70% de mortalité). Bergeron et al. (1995) ont également démontré que les arbres plus grands souffraient d'un plus grand taux de mortalité en forêt boréale mixte; cependant, MacLean et Ostaff (1989) ne trouvèrent aucune relation entre la taille et la mortalité pour des sapinières de la Nouvelle-Écosse.

Finalement, Blais (1958b) observa que les arbres grandissant dans l'ombre de feuillus n'étaient pas défoliés aussi sévèrement et qu'ils mourraient plus tard que ceux situés près d'arbre-hôte dominant. Il explique cette observation par le fait que la TBE est attirée par le feuillage exposé en plein soleil et que l'ombrage fourni par les feuillus procurait une sorte de « protection ». Plus récemment, Su et al. (1996) ont démontré que la proportion de feuillus dans un peuplement influençait le niveau de défoliation et de mortalité tandis que Campbell et al. (2008) ont démontré que la proportion des feuillus dans les peuplement avoisinant limitait les réductions de croissances suites aux épidémies de TBE. L'hypothèse de ces auteurs étant qu'une proportion plus grande de feuillus augmentait la diversité ou la population des ennemis naturels de la TBE comme les oiseaux et les parasites. Bergeron et al. (1995) et Cappuccino et al. (1998) suggèrent également que les peuplements de conifères entremêlés avec les peuplements feuillus étaient moins vulnérables que ceux avec de grande superficie continue de conifères possiblement dû à des niveaux plus élevés d'ennemis naturels dans les forêts feuillues avoisinantes.

1.2.2.3 Régénération et succession

Les épidémies de TBE ont une influence directe sur la régénération et la direction de la succession. Ghent et al. (1957) présentent l'évolution des théories de succession suite aux épidémies de TBE. Une des premières théories (Craighead 1924) suggéra que l'épinette avait une meilleure capacité de récupération suite à la suppression et à la défoliation par la TBE et donc qu'elle remplacerait les sapins morts suite à une épidémie de TBE. Lors des deux décennies suivantes, Swaine (1933) et De Grise (1944), contredisaient cette première théorie en suggérant que les épidémies de TBE augmentaient la proportion de sapin baumier dans les peuplements affectés.

L'étude de Ghent et al. (1957) n'appuyait aucune des théories précédentes et conclut plutôt qu'il n'y avait aucun avantage compétitif d'une espèce par rapport à l'autre, que les deux espèces étaient capables de reproduction disproportionnée et que les connaissances sur les circonstances favorisant une espèce plus que l'autre étaient insuffisantes pour faire des prédictions de succession suite aux épidémies de TBE. Par contre, une étude de suivi des sites de Ghent et al. (1957) par Fye et Thomas (1963) ont démontré une tendance générale vers une plus grande proportion de sapin baumier dans la strate de régénération que dans le peuplement d'origine mais que cette tendance était déjà établie avant la dernière épidémie de TBE. En effet, la majorité des épinettes et des sapins qui forment les nouveaux peuplements suite aux épidémies de TBE est établie avant l'épidémie (Ghent et al. 1957) malgré que certains individus s'établissent suite à l'épidémie grâce à des survivants (Fye et Thomas 1963). Le recrutement du sapin baumier, avant une épidémie, a également été démontré par des études plus récentes (Osawa 1994; Morin et Laprise 1997) quoique Batzer et Popp (1985) ont trouvé uniquement 5 % des peuplements étudiés avec des sapins établis uniquement avant épidémie alors que 45 % des peuplements étudiés avaient des sapins qui se sont établis suite à la dernière épidémie de TBE. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que dans les jeunes peuplements la banque de

semis peut être insuffisante (Déry et al. 2000). Ces auteurs ont trouvé que la majorité de la régénération de sapin, dans de jeunes peuplements, était établie pendant ou suite à la dernière épidémie de TBE. Kneeshaw et Bergeron (1999) ont trouvé des résultats similaires dans des forêts mixtes avec 50 % de la régénération s'établissant suite à la dernière épidémie de TBE dû à une faible densité de régénération de sapin baumier présent avant l'épidémie.

Baskerville (1975) suggéra que la TBE était en fait un « super sylviculteur » dans les forêts de sapins de l'Est en « récoltant » les espèces hôtes de façon à assurer le développement d'un nouveau peuplement d'espèces hôtes. La proportion de sapin dans les peuplements n'est pas augmentée suite aux épidémies de TBE mais elle demeure stable à long terme. Ce patron a également été trouvé en Nouvelle-Écosse (MacLean 1988), en Ontario et au Québec (Ghent et al. 1957). Selon Baskerville (1960), d'autres espèces intolérantes à l'ombre comme le bouleau à papier (*Betula papyrifera*) pourraient également se maintenir grâce aux épidémies de TBE. Ceci semble également être le cas dans le sud de la forêt boréale de l'Ouest du Québec où Kneeshaw et Bergeron (1998) ont démontré que les grandes trouées générées par la TBE tendent à maintenir les feuillus intolérants et à augmenter la proportion du thuya occidental (*Thuja occidentalis*) une espèce très tolérante à l'ombre. Par contre, ils conclurent que la forêt boréale du sud-est du Canada n'avait pas encore atteint un stade d'équilibre compositionnel et qu'elle ne suivait donc pas le modèle cyclique proposé par Baskerville (1975) pour les sapinières de l'Est.

Déry et al. (2000) ont trouvé trois patrons de régénération suite à la dernière épidémie de TBE (1974-1987) dans des sapinières âgées de 50-60 ans régénérées après coupe. Le premier patron, dans des sapinières boréales avec une mortalité partielle, suit le modèle cyclique de Baskerville (1975). Pour le deuxième patron, dans des sapinières boréales immatures, la régénération d'espèces feuillues prend une place plus importante que la régénération résineuse, mais des différences apparaissent entre les

sites mésiques et riches. Sur les sites mésiques, le bouleau à papier dominait tandis que dans les sites riches, une densité élevée de framboisier (*Rubus idaeus* L.) diminuait l'établissement de la régénération de sapin et de bouleau. Pour le dernier patron, dans des sapinières mélangées tempérées, l'envahissement d'espèces arbustives comme l'érable à épis (*Acer spicatum*) et le sorbier d'Amérique (*Sorbus americana*) a limité l'établissement du sapin (aucun bouleau présent). L'invasion d'espèces arbustives suite à des niveaux de mortalité élevée a également été observée par Batzer et Popp (1985), Osawa (1994) et Kneeshaw et Bergeron (1999).

Dans le sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune, Bouchard *et al.* (2005) ont également trouvé différents patrons de succession selon la composition des peuplements affectés par la TBE; (1) remplacement par le sapin baumier dans les peuplements dominés par le sapin baumier (modèle cyclique), (2) une structure à deux cohortes dans les peuplements mixtes avec une mortalité partielle et (3) une dynamique de trouée (ou presque) dans les peuplements feuillus dominés par le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*).

1.2.2.4 Impact des épidémies de TBE sur la croissance

Blais (1958a), observa que les réductions de croissance chez le sapin baumier et l'épinette blanche (*Picea glauca*) apparaissaient au plus tôt lors de la deuxième année de défoliation et au plus tard après quatre années de défoliation. Ces résultats concordent avec les études de Belyea (1952) et de Batzer (1973) où la première réduction de croissance est apparue après deux années de défoliation sévère. D'autres études ont démontré qu'une diminution de croissance pouvait survenir après seulement une année de défoliation si l'on tient compte de la croissance tout au long de la tige, surtout près de la cime des arbres (Piene 1980; Krause et Morin 1995). Ces

études ont démontré que la réduction de croissance à la base du tronc pouvait être décalée d'un an avec la réduction de croissance observable à la cime de l'arbre.

1.2.3 Livrée des forêts

1.2.3.1 Historique

L'historique des épidémies de la livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hbn.) a été étudié moins intensivement que celles de la TBE, probablement car l'hôte principale, le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), avait une faible valeur commerciale jusqu'à récemment (Duncan et Hodson 1958). Néanmoins, Sippell (1962) a décrit l'historique des épidémies de la livrée des forêts (LF) pour l'Ontario entre 1867 et 1962 et a observé un retour cyclique avec un intervalle d'environ 10 ans (variant de 6 et 14 ans) et une durée moyenne des épidémies de 6 ans (variant de 3 à 9 ans). Ces résultats sont similaires à ceux d'une étude d'Hildahl et Reeks (1960) qui ont trouvé que les épidémies survenaient en moyenne tous les 10 ans (variant de 6 à 16 ans) au Manitoba et en Saskatchewan. Une étude plus récente de Cooke et Lorenzetti (2006) étudiant les patrons historiques de LF entre 1938 et 2002 au Québec a également trouvé 6 cycles à l'échelle provinciale qui survenaient approximativement aux 10 ans.

1.2.3.2 Mortalité

Une revue de la littérature sur l'effet de la défoliation des insectes sur la croissance et la mortalité (Kulman 1971) mentionne que la plupart des études ont trouvé que la mortalité causée par la LF était négligeable (Dils et Day 1950; Duncan et Hodson 1958; Ghent 1958; Rose 1958; Hildahl et Reeks 1960). Deux de ces études ont, par

contre, noté des tendances de niveaux de mortalité plus élevés parmi les arbres supprimés de petit diamètre suggérant que la défoliation pourrait accélérer le dépérissement des petits arbres supprimés (Duncan et Hodson 1958; Hildahl et Reeks 1960). Churchill et al. (1964) ont échantillonné les mêmes sites que Duncan et Hudson (1958) en 1961 (8 ans plus tard) et ils ont démontré qu'avec une augmentation de la défoliation, des individus dominants pouvaient également subir de la mortalité. De plus, une étude plus récente de Hogg et al. (2002) a également trouvé une augmentation de la mortalité environ 7 ans après des épidémies de la LF. Ces deux dernières études ont observé une augmentation de l'incidence de certains insectes qui perce le bois (*Saperda*) ainsi que des champignons pathogènes (chancre *Hypoxylon* ou *Armillaria* spp) avec une augmentation de la défoliation. Les résultats de Churchill et al. (1964) et Hogg et al. (2002) suggèrent donc que l'impact de la défoliation par la LF sur la mortalité pourrait être plus évident à long terme et que les insectes et les champignons pathogènes pourraient contribuer à la mortalité chez le peuplier suite aux épidémies de LF.

Récemment, des forêts mixtes de la ceinture d'argile du nord-est de l'Ontario ont été frappées par un dépérissement et une mortalité importante suite aux dernières épidémies de LF en 1991 et 2001 (Candau et al. 2002). Selon ces auteurs, cette dernière épidémie a eu deux pics de défoliation en 1992 et 1998 indiquant qu'il s'agissait peut-être de deux épidémies très rapprochées ou d'une épidémie anormalement longue de 12 ans. Ils ont aussi démontré que les superficies ayant subi plusieurs défoliations au cours des 10 dernières années correspondaient bien avec les secteurs de déclin et qu'une défoliation de 2 ou 3 ans consécutifs dans les mêmes peuplements engendrait des niveaux élevés de mortalité. Ces auteurs ont également remarqué que les zones ayant subi beaucoup de mortalité avaient également été affectées par un stress hydrique en 1998, mais que sans le stress supplémentaire de l'épidémie de LF il est improbable qu'un déclin de cette envergure soit survenu.

Donc, les épidémies de LF peuvent engendrer des niveaux plus élevés de mortalité mais l'agent causal n'est peut-être pas uniquement la LF. Frey et al. (2004) ont fait une revue de littérature sur le dépérissement des peupliers en Amérique du Nord, et ils catégorisent les facteurs influençant la mortalité des peupliers en des facteurs prédisposant, «incitatif» et «contribuant». La première catégorie consiste en des facteurs qui prédisposent les peuplements aux dépérissements comme le climat régional, l'âge et la structure des peuplements, etc. Les facteurs incitatifs sont des événements qui stressent soudainement les peupliers (défoliation de LF ou stress hydrique) et qui peuvent être considérés comme les instigateurs primaires du déclin. Les facteurs contribuant sont des agents secondaires (insectes, pathogènes ou chablis) qui deviennent importants uniquement suite à un événement incitatif.

1.2.3.3 Impact des épidémies de LF sur la croissance

Duncan et Hudson (1958) ont trouvé que la croissance radiale des peupliers diminuait avec une augmentation de l'intensité et de la fréquence de défoliation: 28 % de la croissance normale durant la première année de défoliation sévère; 21 % de la croissance normale lors d'une année de défoliation sévère suite à une année de défoliation légère; 13 % de croissance normale durant la deuxième année consécutive de défoliation sévère. Ces mêmes auteurs ont également observé un rétablissement de la croissance normale (ou presque) deux ans après la dernière année de défoliation ou un an après lorsque la dernière défoliation était légère. Churchill *et al.* (1964) ont trouvé que, suite à la dernière année de défoliation, la croissance normale s'est rétablie après une saison de croissance complète. Duncan et Hudson (1958) ont démontré que la croissance radiale des conifères de sous étage augmentait durant les années de défoliation, mais n'ont pas trouvé de relation avec la croissance en hauteur. Cependant, la transition des peuplements dominés par le peuplier vers des

peuplements mixtes avec une proportion plus importante de résineux pourrait être facilitée par des épidémies de la livrée, accélérant ainsi la succession normale en forêt boréale (Frelich et Reich 1995; Bergeron 2000; Chen et Popadiouk 2002). Par contre, aucune étude n'a évalué l'effet des épidémies de LF sur la régénération ou les mécanismes de succession dans les peuplements affectés.

1.2.3.4 Relation entre épidémies de la livrée et de la tordeuse

Certains auteurs ont observé que les épidémies de LF précèdent souvent les épidémies de TBE et donc que la LF pourrait être un indicateur biologique d'une épidémie potentielle de TBE (Wellington et al. 1950). Ces auteurs soutiennent que dans les peuplements mixtes la LF accélère la succession et qu'une telle accélération vers une dominance des espèces de conifères augmente la susceptibilité des peuplements à la TBE. Ghent (1958) a évalué l'importance de la défoliation de LF sur la susceptibilité à la TBE mais ne trouva aucune évidence que la LF accélérât la mortalité des peuplements de peupliers et donc ne pouvait pas appuyer la théorie de Wellington et al. (1950). Ghent (1958) ne contredit pas l'idée que la LF augmente la superficie des peuplements susceptibles à la TBE mais soutient que même sans l'épidémie de la LF, les peuplements mixtes étudiés auraient quand même été dévastés par la TBE. Depuis Ghent (1958), aucune autre étude ne mentionne cette relation potentielle intéressante.

1.2.3.5 Facteurs influençant les épidémies de LF

Plusieurs études ont évalué l'influence de différents facteurs sur l'intensité et la durée des épidémies de LF. Certaines études ont démontré que les hivers froids (Hanec

1966; Witter et al. 1975) et les températures printanières plus froides (Blais et al. 1955) pouvaient écourter des épidémies de LF tandis qu'un climat favorable pouvait prolonger leur durée (Roland et al. 1998). Rolland 1993 et Cooke et Rolland 2000 ont également démontré que l'hétérogénéité forestière était le facteur qui expliquait le mieux la durée des épidémies. En effet, l'hétérogénéité forestière influence la durée des épidémies en diminuant les capacités de dispersion et de recherche d'ennemis naturels comme les diptères parasitoïdes (Roland et Taylor 1997) et la transmission de virus (Roland et Kaupp 1995; Rothman et Roland 1998) qui normalement contrôle les populations de LF (Sippell 1962; Stairs 1966). Le climat agit donc sur les stades initiaux de survie de la LF alors que l'hétérogénéité forestière limite l'efficacité des processus de régulation par les complexes d'ennemis naturels.

1.2.4 Chablis

1.2.4.1 Historique

En forêt boréale, l'historique des perturbations par le vent est moins bien connu que l'historique des perturbations par le feu et par les insectes (Vaillancourt 2008). La plupart des études qui ont tenté d'évaluer le régime de perturbations par le vent ont été effectuées dans le nord-est des États-Unis où cette perturbation est prédominante (Lorimer 1977; Canham et Loucks 1984; Whitney 1986; Seischab et Orwig 1991; Zhang et al. 1999; Schulte et Mladenoff 2005). Selon ces études, dans différents états du nord-est des États-Unis les intervalles de retour moyen variant entre 141 ans et 3 190 ans pour les chablis sévères.

Pour ce qui est de l'historique en forêt boréale, il y a très peu d'études qui ont calculé les intervalles de retour pour les chablis. Reyes (2009) a été le premier à calculer des

intervalles de retour pour les perturbations partielles et sévères suite à la TBE et aux chablis. Il calcula des intervalles de retour pour trois régions de la forêt boréale mixte, le Témiscamingue, la Gaspésie et la Côte-Nord. Pour les perturbations partielles, les intervalles de retour étaient de 780 ans, 7 522 ans pour le Témiscamingue et la Gaspésie, respectivement, tandis que les intervalles de retour pour les perturbations sévères étaient de 5 168 et 8 264 ans, respectivement. Pour les perturbations sévères de la Côte-Nord, les intervalles de retour étaient plus élevés en forêt boréale mixte (45 489 ans) comparativement aux forêts résineuses (8 264 ans). Dans la forêt boréale mixte du Témiscamingue, les perturbations partielles ont le plus court intervalle de retour (780 ans) suggérant qu'elles pourraient jouer un rôle important dans ces forêts.

Dans les dernières décennies, certains auteurs anticipent une augmentation de la fréquence et de la sévérité des perturbations par le vent avec les changements du climat prévus (Overpeck et al. 1990). Par contre, une étude en Russie n'a pas permis d'observer une augmentation de la vitesse des vents ni du nombre de tempêtes de vent annuelles entre 1946 et 1996 (Lässig et Močálov 2000).

1.2.4.2 Mortalité

Dans leur revue de littérature sur les chablis, Everham et Brokaw (1996) ont souligné qu'il y avait plusieurs facteurs biotiques et abiotiques qui influençaient la susceptibilité des peuplements aux chablis. Les facteurs biotiques incluaient: la taille des individus (souvent mesurée par le diamètre ou la hauteur), l'essence, les caractéristiques des peuplements (structure et âge) ainsi que la présence d'agents pathogènes. Les facteurs abiotiques les plus importants étaient l'intensité des vents, la présence de perturbations antérieures, la topographie et les caractéristiques du sol. Il existe également plusieurs interactions complexes entre ces différents facteurs. Dans

les sections qui suivent, l'influence des différents facteurs biotiques et abiotiques sera décrite plus en détail avec une attention particulière pour les études des forêts tempérées et boréales.

1.2.4.2.1 Mortalité : facteurs biotiques associés au chablis

La majorité des études ont démontré que les arbres plus gros étaient plus susceptibles aux chablis (Webb 1989; Everham et Brokaw 1996; Peterson 2000; Canham et al. 2001; Peterson 2007; Rich et al. 2007). D'autres études établissent des relations unimodales avec les individus de taille intermédiaire subissant les plus hauts taux de mortalité (Bromley 1939; Peterson et Pickett 1991).

L'essence d'un arbre est un facteur qui peut influencer sa susceptibilité. Selon Everham et Brokaw (1996), les conifères semblent en général plus susceptibles que les essences feuillues. Par contre, les espèces pionnières à croissance rapide sont souvent considérées comme plus susceptibles que les espèces de fin de succession à croissance plus lente (Foster 1988; Webb 1989; Arévalo et al. 2000; Rich et al. 2007). Toutes les espèces n'ont pas la même relation entre leur taille et leur susceptibilité de mourir par le vent. Par exemple, Rich et al. (2007) ont démontré que la probabilité de mourir du sapin baumier et de l'épinette noire suite à un chablis augmentait plus rapidement avec l'augmentation du DHP comparativement aux autres espèces de la forêt boréale mixte du Minnesota. De plus, Ruel et Benoit (1999) ont observé que les niveaux de dommages augmentaient en fonction de la proportion du sapin baumier dans les peuplements (voir section sur les agents pathogènes plus bas).

La structure et l'âge d'un peuplement sont aussi des facteurs qui influencent sa susceptibilité aux chablis. Plusieurs auteurs, dont Ruel (2000), Baker *et al.* (2002), Evans *et al.* (2007) et Rich *et al.* (2007), ont démontré que les vieux peuplements avec une structure irrégulière sont plus susceptibles que les jeunes peuplements

équiens. Par contre, Rich et *al.* (2007) ont démontré que les peuplements matures (90 ans) avaient été plus affectés que les vieilles forêts suite à un chablis en forêt boréale mixte. Ce résultat s'explique en partie par la plus grande susceptibilité des espèces pionnières encore présentes dans les peuplements matures, et par le fait que les vieilles forêts ont plus de chance d'avoir déjà subi des perturbations qui auraient éliminé les individus plus à risque (Everham et Brokaw 1996).

Finalement, la présence d'agents pathogènes peut affaiblir les arbres et les rendre plus susceptibles aux chablis (Webb 1989). Les espèces de la famille *Abies* (dont le sapin baumier) sont particulièrement susceptibles aux caries du tronc et aux infections racinaires (Whitney 1989b; Silva et al. 1998a; Veblen et al. 2001).

1.2.4.2.2 Mortalité : facteurs abiotiques associés au chablis

Plusieurs interactions existent entre les facteurs biotiques et abiotiques rendant les généralisations difficiles (Everham et Brokaw 1996). La saison peut influencer les patrons de mortalité en limitant la quantité de feuillages présents pour les espèces feuillues en forêts tempérées (Ruel et Benoit 1999; Veblen et al. 2001). De plus, plusieurs interactions entre la topographie et le couvert végétal peuvent limiter les généralités (Foster et Boose 1992). En effet, Everham et Brokaw (1996) tirent peu de conclusions générales de plusieurs études sur l'influence de différentes caractéristiques des sols (épaisseur, texture et drainage) sur la susceptibilité aux chablis, probablement à cause de l'interaction avec d'autres facteurs tels que la topographie, le type d'enracinement et le couvert végétal.

1.2.4.3 Régénération et succession

Les peuplements affectés par les chablis peuvent développer dans différentes directions. Marks (1974) présente deux réponses générales suite aux perturbations :

une première phase de réorganisation de la régénération préétablie et une deuxième phase d'établissement de nouveaux individus. Suite à des chablis modérés, l'abondance de régénération préétablie ou d'un couvert arbustif trop dense peut limiter l'établissement d'espèces pionnières intolérantes à l'ombre (Webb 1989; Castelli et al. 1999; Clinton et Baker 2000; Peterson 2000). Suite aux chablis plus sévères, de plus grandes ouvertures sont créées et plus d'arbres sont déracinés générant une grande variété de microsites et permettant ainsi l'établissement d'espèces pionnières (Webb 1989; Peterson et Pickett 1995).

Les arbres déracinés par le vent créent des microsites de régénération (complexes de puits et monticules) qui jouent un rôle important dans la dynamique de recolonisation forestière (Schaetzl et al. 1989). Selon Ulanova (2000), les microsites modifient la pédologie des sols pour de longues durées (entre 100 à 300 ans) en forêt boréale. De plus, les conditions nutritionnelles et l'instabilité des sols due à l'érosion dans ces différents microsites sont des facteurs pouvant limiter l'établissement de la végétation (Peterson et al. 1990; Clinton et Baker 2000). Par contre, l'exposition du sol minéral et l'augmentation de la lumière dans ces microsites peuvent permettre l'établissement d'espèces pionnières (avec de petites graines dispersées par le vent) ainsi que des espèces avec des banques de graines dans le sol (Putz 1983; Nakashizuka 1989; Peterson et Pickett 1990, 1995). Finalement, ces microsites semblent avoir une plus grande importance en forêts tempérées où ils peuvent recouvrir entre 7 et 60 % de la surface du sol (14 % au Massachusetts (Stephens 1956), 60 % dans l'état de New York (Beatty 1980) et entre 7 et 25 % en forêt boréale de Russie et d'Ukraine (Ulanova 2000)), comparativement à 0,09 % de la surface en forêt tropicale (Putz 1983).

Les peuplements affectés par les chablis peuvent donc suivre différentes dynamiques de rétablissement. Everham et Brokaw (1996) proposent 4 voies de rétablissements principales : 1) La « recroissance » (plus probable dans les chablis de moindre intensité) implique une survie et un rétablissement des tiges survivantes par

des rejets de tiges ou de tronc. Selon ces auteurs, ce type de rétablissement est plus fréquent en forêt tropicale que tempérée. 2) Le « recrutement » implique l'établissement d'espèces pionnières de début de succession. Fréquente sur certaines portions de forêt affectée, cette voie de rétablissement est rarement la voie principale suite aux chablis. 3) Le « dégagement » implique une augmentation de croissance rapide d'individus supprimés et de la régénération préétablie. 4) La « répression » arrive lorsque la succession est retardée par une compétition végétale par des arbustes, des vignes ou les plantes herbacées.

En forêts tempérées, plusieurs études ont démontré que les chablis semblent accélérer la succession (Webb 1989; Arévalo et al. 2000; Peterson 2000; Webb et Scanga 2001; Rich et al. 2007). Ceci s'explique par de plus grands taux de mortalité chez les espèces intolérantes et un recrutement rapide d'espèces tolérantes préétablies limitant l'établissement des espèces pionnières. Lorsque la régénération préétablies est en faible densité ou endommagé lors de chablis sévères, la forêt peut se régénérer par le recrutement de nouveaux individus d'espèces intolérantes (Webb 1989; Peterson 2000). Morin (1990) observa également que, suite à un chablis dans une sapinière, le peuplement de remplacement était similaire au peuplement d'origine suggérant un mécanisme cyclique de régénération similaire à celui suivant une épidémie de TBE.

1.2.5 Dynamique des trouées

La majorité des études sur la dynamique des trouées ont été réalisées en forêt tropicale et dans les forêts feuillues des États-Unis (Pickett 1983; Brokaw 1985; Platt et Strong 1989). Cependant, l'importance de la dynamique des trouées dans les vieilles forêts boréales qui ont échappé aux perturbations sévères a également été démontrée (Frelich et Reich 1995; Bergeron 2000; Chen et Popadiouk 2002). Le

pourcentage de vieilles forêts varie entre 15 % et 81 % dans les différentes régions du Canada (Bergeron 2004) et avec un prolongement possible du cycle des feux dans plusieurs régions (Bergeron et al. 2004; Bergeron et al. 2006), ces proportions seraient potentiellement plus importantes dans le futur (si l'on fait abstraction de l'effet de l'exploitation forestière). De plus, de grandes proportions de la superficie des forêts sont occupées par des trouées : 54 % de la forêt boréale du nord-est du Québec (Pham et al. 2004), 32 et 73 % dans des forêts tempérées et subalpines de la Colombie-Britannique (Bartemucci et al. 2002) et entre 7.3 % et 77 % dans différentes forêts boréales et subalpines dans le monde (McCarthy 2001). L'importance de la dynamique des trouées dans les processus de succession en forêt boréale est donc non négligeable.

Plusieurs des perturbations décrites plus haut (épidémies d'insectes et chablis), lorsque de sévérité faible ou modérée, peuvent engendrer la mort d'un ou de quelques arbres générant ainsi des trouées de différentes grandeurs (Kneeshaw et Bergeron 1998). Cette mortalité et la dynamique de trouée qui s'en suivent, augmentent la diversité structurale des peuplements et génèrent des legs biologiques caractéristiques des vieilles forêts (Hansen et al. 1991; Franklin et al. 2000; Franklin et al. 2002). De plus, l'augmentation de lumière associée à la création des trouées peut influencer la germination des espèces arborescentes, leur croissance, leur survie et par conséquent la composition et la succession forestière (Gray et Spies 1996, 1997; Wright et al. 1998; VanPelt et Franklin 1999). Une diminution de la compétition pour les éléments nutritifs des sols suite à la création des trouées est un élément qui a été moins étudié en forêt boréale, mais qui pourrait également jouer un rôle important (McCarthy 2001). Même si de nombreuses études sur la dynamique des trouées nous ont permis de mieux comprendre le rôle des petites perturbations dans les écosystèmes forestiers, ces connaissances sont peu utilisées par les forestiers pour prédire la réponse des écosystèmes aux coupes partielles (Coates et Burton 1997).

1.2.6 L'aménagement forestier

1.2.6.1 Comparaison de l'aménagement actuel et des perturbations naturelles

Seulement une courte description des différences majeures entre l'aménagement actuel et les feux de forêt sera présentée ici. Pour plus de détails, voir (McRae et al. 2001; Hart et Chen 2008). À l'échelle du paysage, une des inquiétudes face aux régimes de coupes totales est la perte de biodiversité (écosystémique, spécifique, génétique et structurelle) comparativement à celle maintenue sous un régime de perturbations naturelles. Kembball *et al.* (2006) ont trouvé une moins grande hétérogénéité et biodiversité 10-12 ans après coupes totales comparativement à des peuplements affectés par des feux et par la dernière épidémie de TBE. Suite aux coupes totales, dans certains cas, il peut y avoir une plus grande diversité, mais également un changement de la communauté végétale comprenant davantage des espèces envahissantes qui peuvent ralentir ou changer la direction de la succession naturelle (Peltzer et al. 2000). Les différences initiales de composition (espèces arborescentes, arbustives, herbacées et de bryophytes), de productivité et de mise en disponibilité d'azote entre coupe totale et feu peuvent, par contre, disparaître à long terme (Reich et al. 2001).

Il n'en reste pas moins que plusieurs différences entre les effets des perturbations naturelles et des interventions forestières persistent même à long terme. Par exemple, la diversité structurelle, caractérisée par la structure verticale (forêts multi-étagées, forêts avec plusieurs cohortes), la structure horizontale (diversité diamétrale, distances entre les arbres, ouvertures du couvert) ainsi que d'autres attributs clés comme les chicots et le bois mort au sol (Hansen et al. 1991; Gauthier et al. 2008b) est généralement beaucoup moins grande suite aux coupes comparativement aux feux (McRae et al. 2001). Bien que l'utilisation des formes variables de coupes et de la

rétenction d'arbres émerge depuis quelques années, particulièrement dans l'Ouest canadien (Beese et al. 2003), la configuration des blocs de forêts résiduelles après les coupes est généralement très peu diversifiée et souvent caractérisée par des patrons très rectilignes (bandes riveraines, séparateurs de coupe) comparativement aux forêts résiduelles après feu (Perron et al. 2008). La densité d'arbres vivants et de chicots suite aux feux est également beaucoup plus élevée que suite aux coupes totales (Kemball et al. 2006; Perron et al. 2008). McRae et al. (2001) concluent toutefois qu'il serait possible de reproduire davantage l'effet des feux en fixant des objectifs d'aménagement permettant de maintenir des attributs structuraux retrouvés dans les peuplements brûlés.

1.2.6.2 Études récentes sur les coupes partielles

En forêts boréales mixtes, l'aménagement traditionnel favorisait souvent des rotations successives soit d'espèces feuillues ou de résineux (Lieffers et Beck 1994; Bergeron et Harvey 1997) ce qui est différent de la dynamique naturelle où il y a une succession entre des peuplements à dominance feuillus, des peuplements mixtes et des peuplements à dominance résineuse (Frelich et Reich 1995; Bergeron 2000; Chen et Popadiouk 2002). Selon Lieffer et Beck (1994), les coupes partielles seraient une bonne alternative à l'aménagement traditionnel dans une perspective d'aménagement écosystémique, car elles permettraient le maintien de forêts mélangées, le maintien de caractéristiques de peuplements en stade de succession avancé en plus de maintenir des habitats fauniques de meilleure qualité sur une partie du territoire aménagé. Tous ces aspects contribueraient au maintien de la biodiversité et réduiraient l'écart entre les forêts aménagées et les forêts naturelles.

Dans la forêt boréale mixte du nord-est de l'Ontario, MacDonald et Thompson (2003) ainsi que MacDonald et al. (2004) ont évalué la capacité des coupes partielles (récolte de 36 % à 68 % de la surface terrière) à favoriser le retour de peuplement mixte. Cinq ans après ces coupes partielles, la régénération de feuillus intolérants et les espèces arbustives dominaient la régénération de conifère suggérant le retour de peuplements à dominance feuillus avec au mieux un sous-étage de conifères. Par contre, une réévaluation de ces peuplements 11 et 14 ans après coupe a démontré une inhibition des essences intolérantes et de la végétation de sous-bois, à long terme, par les arbres résiduels favorisant ainsi les conifères (Man et al. 2008; Man et al. 2009). Dans des peuplements mixtes du Québec, plusieurs études ont également trouvé que des coupes partielles de diverse intensité (de 15 % à 65 %) arrivaient à maintenir une composition mixte (dont des espèces de conifères tolérantes à l'ombre) dans la strate de régénération 5 à 10 ans après la récolte (Prévost et Pothier 2003; Pothier et Prévost 2008; Prévost 2008). Toutes ces études ont donc démontré que les coupes partielles peuvent être utilisées dans le but de maintenir des conditions de peuplement mixte.

Les coupes partielles peuvent également être utilisées dans le but de maintenir des attributs caractéristiques des peuplements en stade de succession avancée sur une certaine portion du territoire aménagé comme la présence d'espèce tolérante à l'ombre et une plus grande diversité structurelle (Bergeron et Harvey 1997; Bergeron et al. 1999; Harvey et al. 2002). Brais et al. (2004a; 2004b) ont comparé deux intensités de coupe partielles (environ 1/3 et 2/3 de la surface terrière récoltée) et des coupes totales et des peuplements témoins de tremble en Abitibi, dans le nord-ouest du Québec. Trois ans après ces coupes partielles, Bourgeois et al. (2004) ont évalué la réponse de l'érable à épis et du sapin baumier et ils suggèrent que la coupe 2/3 pourrait accélérer la transition des peuplements à dominance de peuplier vers des peuplements mixtes. Une autre étude de Haeussler et al. (2007) effectuée trois ans après les récoltes, a démontré que ces mêmes coupes partielles arrivaient à mieux reproduire l'étendue de la variabilité structurelle retrouvée dans des forêts naturelles

que les coupes totales. Finalement, dans une autre étude réalisée dans le même dispositif 6 ans après coupe, Harvey et Brais (2007) trouvèrent que ces deux types de coupe partielle maintenaient des tiges résiduelles et des chicots de différentes tailles et d'espèces ainsi qu'une grande diversité de débris ligneux contribuant ainsi au maintien de la diversité structurelle dans ces peuplements.

Le maintien de legs biologiques comme les chicots et le bois mort au sol dans les coupes partielles peut contribuer au maintien de plusieurs organismes et des processus écologiques essentiels (Franklin et al. 1997; Franklin et al. 2000) en plus de réduire l'écart avec les forêts naturelles (Franklin et al. 2002; Haeussler et al. 2007). Plusieurs études ont démontré que les coupes partielles arrivaient à maintenir des habitats favorables pour différentes communautés d'oiseaux (Norton et Hannon 1997; Beese et Bryant 1999; Lance et Phinney 2001; Harrison et al. 2005; Vanderwel et al. 2007) et de petits mammifères (Klenner et Sullivan 2003; Fuller et al. 2004; Klenner et Sullivan 2009). Par exemple, dans les territoires affectés par la récolte forestière, les tiges résiduelles vivantes et les chicots sont des lieux de nidification et d'alimentation essentiels pour la faune cavicole (Harestad et Keisker 1989; Martin et al. 2004; Hollenbeck et Ripple 2008; Drapeau et al. 2009) tandis le bois mort au sol est important pour des populations de petits mammifères (Tallmon et Mills 1994; Bowman et al. 2000; Pearce et Venier 2005). La diversité structurelle retrouvée suite aux coupes partielles à forte rétention peut également être considérée comme un habitat favorable pour la marte d'Amérique, une espèce souvent associée aux vieilles forêts (Payer et Harrison 2003; Fuller et Harrison 2005).

Les coupes partielles peuvent donc répondre à plusieurs objectifs d'aménagement tels que le maintien des forêts mixtes, le maintien ou la génération d'attributs de peuplements en stade de succession avancé ainsi que le maintien d'une plus grande diversité d'habitats fauniques. Par contre, il est également important d'évaluer la capacité des coupes partielles quant à la production ligneuse, principalement en

évaluant la croissance et la mortalité des tiges résiduelles (Thorpe et Thomas 2007) et de la régénération (Greene et al. 2002).

Plusieurs études ont démontré que la régénération avancée (ou régénération pré-établie) de plusieurs espèces de conifères pouvait répondre rapidement en croissance suite aux coupes partielles (Kneeshaw et al. 1998; Kneeshaw et al. 2002; Bourgeois et al. 2004; MacDonald et al. 2004; Claveau et al. 2006). Plusieurs de ces auteurs ont observé un délai de croissance radiale ou en hauteur mais une augmentation immédiate de la croissance racinaire suite à des coupes partielles (Kneeshaw et al. 2002; Bourgeois et al. 2004; Claveau et al. 2006), suggérant que l'augmentation immédiate de la croissance racinaire permet à la régénération de mieux répondre au stress hydrique engendré par l'augmentation soudaine de lumière et d'évapotranspiration en augmentant sa capacité d'absorption. Urban et al. (1994) ont observé des délais de 4 ans de croissance radiale et une plus grande croissance racinaire durant les 9 ans suivant des ouvertures plus grandes et dans un milieu sec du Nord de l'Alberta. Ces auteurs suggèrent également que l'augmentation de la croissance racinaire peut également contribuer à mieux ancrer les arbres au sol suite à une augmentation de l'exposition au vent. Finalement, dans des forêts relativement humides de l'est du Canada, Kneeshaw et al. (1998) n'ont pas observé de choc de croissance en hauteur. Donc, les chocs de croissances semblent être plus élevés dans les milieux plus secs ou suite à des coupes avec un fort prélèvement comparativement à des milieux plus humides ou suite à des coupes partielles.

Suite à divers types de coupes partielles, des augmentations de croissance radiale ont également été trouvées chez des arbres matures tels que l'épinette blanche (Youngblood 1991), l'épinette noire (*P. mariana*; Groot et Hökkä 2000; Thorpe et Thomas 2007) et le pin blanc (*Pinus strobus*; Bebbert et al. 2004). Des résultats similaires ont également été trouvés en forêts tempérées pour le pin ponderosa (*P. ponderosa*; McDowell et al. 2003), le sapin Douglas (*Pseudotsuga menziesii*; Latham

et Tappeiner 2002), l'érable à sucre (*Acer saccharum*; Jones et Thomas 2004) et le pin blanc (Bevilacqua et al. 2005). Dans toutes ces études, des délais (variant entre 2 et 5 ans) avant une augmentation de croissance radiale ont été observés et les augmentations pouvaient varier entre 45 % et 300 %, selon les espèces et les traitements sylvicoles. Thorpe et Thomas (2007) présentent un portrait global de la réponse de croissance dans les pessières de la ceinture d'argile de l'Ontario en 3 étapes : 1) une période de transition où il n'y a pas d'augmentation 2) une période d'augmentation jusqu'à un maximum de croissances (normalement en moins de 10 ans) et 3) une période de déclin de croissance vers des niveaux d'avant coupe. Dans certains cas, les augmentations de croissance peuvent toutefois perdurer pour plusieurs décennies (Latham et Tappeiner 2002; Bevilacqua et al. 2005). Il y a donc des signes évidents que les coupes partielles peuvent contribuer à augmenter la production ligneuse, mais ces augmentations de production dépendent globalement aussi des taux de mortalité des tiges résiduelles.

Thorpe et Thomas (2007) présentent plusieurs études où la mortalité (principalement due au vent) augmente suite aux coupes partielles, mais l'importance de la mortalité varie beaucoup entre les différentes études (MacDonald et Thompson 2003; Ruel et al. 2003; Hautala et al. 2004; Maguire et al. 2006). L'importance de la mortalité semble toutefois augmenter avec l'intensité de la récolte et avec la dispersion des tiges (Maguire et al. 2006; Thorpe et Thomas 2007). Suite aux coupes partielles, la susceptibilité aux chablis dépend aussi, entre autres, des espèces présentes (Huggard et al. 1999) ainsi que des facteurs comme le ratio diamètre : densité des cimes (Scott et Mitchell 2005). Selon une étude de Ruel et al. (2003), la présence de coupes totales adjacentes est le facteur le plus important influençant l'incidence des chablis dans les coupes partielles. Il importe donc de limiter la mortalité (sous le seuil de 10 % selon Coates 1997) dans les coupes partielles en considérant l'ensemble de ces facteurs sans quoi il est improbable que les coupes partielles arrivent à maintenir un rendement ligneux et des habitats fauniques à long terme.

1.3 Objectif de l'étude

Plusieurs études ont démontré les différences entre les feux et les forêts aménagées par les coupes totales tandis qu'aucune étude n'a comparé les coupes partielles avec des forêts affectées par des perturbations secondaires. La majorité des études sur les coupes partielles les ont comparées avec des peuplements matures non perturbés. Dans le but de réduire l'écart entre les forêts aménagées et les forêts naturelles, il serait par contre plus approprié de comparer les coupes partielles avec des forêts naturelles partiellement perturbées. L'objectif principal de cette étude - et un aspect de son originalité - est donc de comparer l'effet de coupes partielles avec l'effet de la mortalité partielle suite à des perturbations secondaires comme les épidémies d'insectes et les chablis. Pour ce faire, dans cette étude, on évaluera premièrement la capacité des coupes partielles à maintenir une composition d'espèce et une diversité structurelle (chicot et bois mort au sol) semblable aux peuplements affectés par des perturbations secondaires. Deuxièmement, dans cette étude, on évaluera la réponse de croissance des arbres résiduels suite aux différentes perturbations selon leur statut social (dominant ou supprimé) ainsi que la réponse de croissance de plusieurs classes de hauteur de la régénération préétablie.

CHAPITRE 2

COMPARISON OF STAND DYNAMICS FOLLOWING NATURAL SECONDARY DISTURBANCES AND PARTIAL HARVESTING

2.1 Abstract

There is increasing interest in linking forest management strategies and silvicultural treatments to natural disturbance dynamics. This study compares the effects of natural mortality following partial disturbances with partial cuts in eastern boreal mixedwoods to determine the extent to which the latter could emulate natural disturbance dynamics. Forest composition, structural diversity and growth responses of both trees and advance regeneration after the different disturbances were the aspects that were evaluated. Higher densities of shade intolerant species were found following partial cuts compared to naturally disturbed stands but similar densities of shade tolerant species were found following all disturbances. Partial cuts and naturally disturbed stands also maintained similar diameter distributions of residual living trees, similar volumes of downed woody debris and similar snag basal area, all important structural attributes of wildlife habitat. In partially harvested stands and stands affected by partial disturbances, similar growth increases were found for all height classes of balsam fir advance regeneration (<1m, 1-2m, 2-4m and > 4m) while in the control stands growth did not increase. All tree species had higher growth increases following partial cuts compared to naturally disturbed stands which had growth responses similar to the control stands. Growth responses varied between species and dominance ranks. Surprisingly, dominant trees had greater short term growth increases than pole sized trees. For the conifer species, white spruce and balsam fir had the greatest growth increases while for black spruce growth increases were less important. For hardwood species (trembling aspen and white birch) rapid growth increases were also found following harvesting compared to naturally disturbed stands. This study demonstrates that partial cuts could emulate the effects of natural mortality resulting from partial disturbances by retaining key compositional and structural attributes. Furthermore, rapid growth increases of residual stems following partial cutting treatments suggest that these treatments are of interest from a fibre production viewpoint as well as for maintaining attributes important for preserving biodiversity.

Keywords: Partial harvesting, secondary disturbances, regeneration, structure, growth response

2.2 Introduction

Forestry in boreal regions has traditionally aimed at regulating the forest age-class distribution to facilitate management of even-aged stands and impose forest rotations to «make nature conform to the industrial model of optimized productivity, risk reduction and detailed management» (Burton et al. 2003). This forestry paradigm has been criticized in recent decades for a number of reasons. When compared to a landscape affected by natural disturbances, forest strategies based solely on even-aged management have been found to alter forest composition, reduce forest structure and potentially affect forest productivity (Bergeron et Harvey 1997; Peltzer et al. 2000; Franklin et al. 2002). As a result of these and other concerns related to conventional forestry, there is an increasing interest in the development of forest management strategies based on natural disturbance dynamics and their emulation (Angelstam 1998; Niemelä 1999; Harvey et al. 2002). This model has been advocated by many forest ecologists (Hansen et al. 1991; Hunter 1999; Landres et al. 1999) and is an application of the coarse filter approach to conserving biodiversity by maintaining the composition and stand-level structures under which indigenous species are known to have persisted through history (Adamowicz et Burton 2003). Diversification of silvicultural practices has also been recognized as an important part of the natural disturbance model in order to produce more variation in disturbance intensity, patterns and area disturbed (Harvey et al. 2002; Kuuluvainen 2002b). In this context, a wide variety of partial harvesting treatments (varying in intensity from dispersed retention of 15-50 stems/ha to retention of up to 2/3 (or more) of basal area) are currently being tested in different parts of the boreal forest as alternatives to clear cutting (Lieffers et al. 2003; Prévost et Pothier 2003; Brais et al. 2004b).

Traditionally, management has imposed cyclical maintenance of stand composition following forest operations even on sites where natural succession involves a transition between different stand types with changes in species composition

(Bergeron et Harvey 1997). According to these authors, repeated harvesting of the same species could potentially affect site productivity and lead to reduced growth compared to what is observed after natural disturbances. When compared to natural disturbances, clear cutting can also be followed by higher shrub coverage and higher densities of invasive species, which can reduce regeneration potentials (Peltzer et al. 2000; Kembell et al. 2006). This implies that conventional forestry could reduce ecosystem productivity, an important criterion of sustainable forest management (Adamowicz et Burton 2003). As an alternative, partial harvesting has been proven successful in maintaining mixed stands and also as a mean of reducing competition from shrubs and invasive species (Lieffers et Beck 1994; Prévost et Pothier 2003; Bourgeois et al. 2004; Man et al. 2008).

Other authors argue that forest strategies based solely on even-aged management reduce forest variability, truncate the natural forest age distribution and eliminate over-mature and old-growth forest thus the structure associated with it (Harvey et Brais 2002; Bergeron 2004). The maintenance of biological legacies (large living trees, standing dead trees and downed woody debris) following partial harvesting could contribute to the maintenance of many species and important ecological processes (Franklin et al. 1997; Franklin et al. 2000) as well as reduce the gap with naturally disturbed forests (Franklin et al. 2002; Haeussler et al. 2007). Partial cuts with high levels of retention can also maintain a continuous forest cover and structural diversity adequate for certain bird communities (Lance et Phinney 2001; Harrison et al. 2005; Vanderwel et al. 2007), small mammal communities (Fuller et al. 2004; Klenner et Sullivan 2009) and even for marten populations that are generally associated with structurally complex old forests (Payer et Harrison 2000; Fuller et Harrison 2005).

As mentioned earlier, the maintenance of forest productivity is an important criterion of sustainable forest management. Thus besides maintaining mixed forest and forest

structure, growth increase and mortality of residual stems are important silvicultural aspects to be considered following partial harvesting (Thorpe et Thomas 2007). Studies in western Oregon (McDowell et al. 2003; Walter et Maguire 2004) and in eastern Canada (Jones et Thomas 2004; Burgess et al. 2005; Thorpe et Thomas 2007), have shown that old/mature residual trees increase in growth following partial harvesting. However, each of these studies evaluated the growth response of only one species, and it could be interesting to evaluate the growth responses of different tree species to the same silvicultural treatments. Other studies have focused on the survival and growth of advance regeneration to find that taking advantage of advance regeneration is cost effective and that growth increases can occur within two years after harvesting (Kneeshaw et al. 1998; Greene et al. 2002; Bourgeois et al. 2004). However, few studies have evaluated growth responses of stems following partial cutting to determine if patterns are similar across a broad range of size class distribution.

All the previously mentioned studies on partial harvesting used a number of variables (stand composition, structural diversity, animal communities or growth response) to compare partially cut stands to mature stands but did not look at forest response to partial or secondary natural disturbances. To adequately develop forest management strategies based on natural disturbance dynamics and their emulation it would be important to evaluate the possible difference between partially harvested stands and stands affected by secondary (partial) disturbances. The main objective of this study is thus to compare natural partial disturbances by insects and windthrow to partial cuts to determine whether partial cutting effectively emulates the effects of partial disturbances. We ask three basic questions: 1) Can partial cuts maintain similar species composition in the regeneration and sapling layer compared to stands affected by natural partial disturbances? 2) Can partial cuts maintain similar structural attributes (residual living stems, snag basal area and volumes of downed woody debris) compared to stands affected by natural partial disturbance? 3) Are growth

responses to partial cutting of different species of residual trees and regeneration comparable to those following partial natural disturbances?

2.3 Methods

2.3.1 Study site

Our study area was located in central Temiskaming in the western portion of Quebec, Canada (47°16'09N-79°08'47W). This area is in the balsam fir - yellow birch bioclimatic domain, a transitional zone between the northern hardwood and the boreal forests (Saucier 2009). The landscape is dominated by glacial deposits, essentially tills of various thickness but also outwash plains and glacio-lacustrine deposits (Bouchard et al. 2005). According to the closest meteorological station to the study site, located in Ville-Marie (47°21'N, 79°26'W), mean annual temperature between 1971–2001 was 2.8°C and mean annual precipitation was 819.5 mm (including 194.6 cm as snow). Species present in this mixed forest region are balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.), black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.), white spruce (*P. glauca* (Moench) Voss), trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.), white birch (*Betula papyrifera* Marsh), yellow birch (*B. allenghensis* Britt), red maple (*Acer rubrum* L.), sugar maple (*A. saccharum* Marsh.) and eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.). White pine (*Pinus strobus* L.), jack pine (*P. banksiana* Lamb.), red pine (*P. resinosa* Ait.), tamarack (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch) and black ash (*Fraxinus nigra* Marsh) are also present but sparsely.

2.3.1.1 Partial cut stands

Two types of experimental partial cutting, conducted in the winter of 2003-2004, were studied: "Succession cuts" (SC) and "Harvesting with advance regeneration protection" (HARP). The SC treatment removed 2/3 of shade intolerant stems with lower quality and larger diameter stems cut first, 100% of spruce species ≥ 24 cm DBH, 100% of balsam fir ≥ 10 cm DBH and protected the spruce regeneration and small merchantable spruce trees ≤ 22 cm DBH. The HARP treatment, removed 100% of shade intolerant stems ≥ 10 cm DBH, 100% of spruce species ≥ 18 cm DBH, 100% of balsam fir ≥ 10 cm DBH and protected coniferous regeneration and small merchantable trees ≤ 16 cm DBH. Harvesting trails were approximately 3 meters wide in both partial cutting treatments (occupying roughly 25 % of the area of treated stands) with 15m-wide residual bands between trails. Special protection (no harvesting) was provided for the sparsely present species. Both partial cut treatments were replicated three times and each partially harvested stands had an uncut control stands (total of 6 uncut control stands).

2.3.1.2 Natural mortality sites

Natural disturbances have affected the forests of the study region over the past few decades: a spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) outbreak occurred in 1972-1984 (Bouchard et al. 2005) and two forest tent caterpillar (*Malacosoma disstria* Hbn.) outbreaks occurred in 1986-1987 and 2001-2002 (Cooke et Lorenzetti 2006). Significant windstorm events also occurred in the region in 1983 and 2006 (Doyon et Bouffard 2008) and in 1999, according to Tembec forester Patrick Crocker (pers. com.). Three stands that recently experienced partial natural mortality were located on forest ecosystem maps and, following field reconnaissance, were selected for comparison with the partially cut stands. Composition of stands with natural

mortality was similar to that of partially harvested stands; they contained mixed species assemblages, were all mature stands (stand origin > 100 years), had canopy cover over 60% (based on forest inventory maps) and were situated on relatively level sites.

2.3.2 Sampling method

In each partially harvested and uncut control stand, five circular 400 m² plots were established in 2003. In these plots, DBH measurements of trees (DBH \geq 9cm) were made before and after harvesting (2003-2004). In 2008, three 20m long transects (3 meters on each side of central line; total area 120m²) were established in all stands (3 partially harvested stands of each treatment, 6 uncut control stands and 3 naturally disturbed stands). A fourth transect was conducted in one partially harvested HARP stand because of high within-stand variability as a result of windthrow since the partial cut. In partially cut stands, transects were positioned perpendicular to skid trails so that the proportion of the treated stand covered by trails, (about 25%) was sampled in transects. In uncut control stands and stands affected by natural disturbances, transect orientation was random. Three different vegetation layers, trees, saplings and regeneration, were sampled.

2.3.2.1 Tree layer

The tree layer is composed of trees with a DBH \geq 9cm. All trees (living or dead) in transects were identified to species, DBH was measured using a diameter tape, classified by dominance rank (dominant/co-dominant or pole size) and, in partial cuts, positions relative to the trail were noted. A qualitative index of tree health was also

attributed to all trees using Imbeau and Desrochers' (2002) deterioration categories. Presences of dead branches or wounds to the trunk were also noted. For sampling purposes, a minimum of 15 live trees had to be sampled in the 20 m transect or the transect was extended until 15 live trees were sampled. This threshold ensures a minimum representation of species present, even where densities were low. The maximum length of a transect was set at 40m (240m²).

One radial core was collected at 1 meter in height from all live trees in each transect. The cores were stored in straws until mounted on wooden holders and sanded. If fewer than 6 individuals of a species and dominance rank were found in a stand, individuals close to transects were cored to complete the sampling. In sites with natural mortality, disks of dead trees (standing and fallen) were also taken to evaluate the time, cause and abruptness of death. All dead trees that were judged safe to cut down were sampled. Some dangerous trees snags, mainly trembling aspen, were left standing.

2.3.2.2 Sapling layer

The sapling layer included individuals 1 meter in height or taller and DBH < 9cm. This layer was subdivided into three height classes (1-2m, 2.01-4m and over 4 m). All saplings on a 3m band to one side of the transect (20m x 3m) were identified, classified by height class and position relative to the trail was noted (in the trail, ≤ 2 meters from the trail or in the residual strip > 2 m from the trail edge). A minimum of 30 individuals had to be sampled in the first half of the transect or the second half of the transect was also sampled. In each transect, two disks of balsam fir saplings were taken for each height class and two disks of white birch and trembling aspen saplings were also taken within or close to the transect when present. Disks were taken at

ground level and used to determine minimum years of establishment and growth responses following disturbances.

2.3.2.3 Regeneration Layer

The regeneration layer was composed of woody species <1m in height, which were divided into two height classes: small (5-30cm) and tall (31-99cm) Woody regeneration was counted and classified by height class in three 4m² quadrats positioned at the beginning, middle and end of the transects. Position of each quadrat relative to trails was also noted. In the middle of each regeneration quadrat, a hemispherical photograph was taken at 1.3 m above the ground on cloudy days or when the sun was below the tree layer (For a detailed description of hemispherical photograph procedure and analysis see Gendreau-Berthiaume and Kneeshaw 2009). Four disks of tall balsam fir regeneration were also taken at ground level within or close to the transect to determine minimum year of establishment and growth response following disturbances.

2.3.2.4 Downed coarse woody debris

An evaluation of downed woody debris (DWD, >5cm in diameter) was made by measuring the diameter of downed wood where it intersected the transects central lines (20m) and by assessing the decomposition class of each piece. Two decomposition categories were used for DWD: fresh and well decomposed. These categories correspond to decomposition classes 1-3 and 4-5 respectively, described by Daniel *et al.* (1997).

2.3.2.5 Dendrochronological measurements

All dendrochronological samples were dried and sanded before the width of growth rings was measured (to 0.001mm) using a Velmex Uni Slide measuring table (Velmex Incorporated, Bloomfield, New York, USA) connected to a computer. For stem disks two measurements were made at 90 degrees, ring width measurements were made along each axis and a mean chronology was calculated from the measurements made along each axis. Special attention was paid to avoid measuring compression wood and to identify incomplete rings. The COFECHA computer program (Holmes 1997) was used to test for possible dating or measurement errors and to establish the year of death of dead trees by cross-dating them with live tree chronologies from the same stand. Chronologies from living trees of sites affected by natural mortality were also used to confirm the occurrence of past outbreaks.

2.3.3 Data analysis

2.3.3.1 Severity of disturbance

To determine the intensity of each partial cutting treatment, total basal area (BA) of each species was determined for all permanent plots sampled before (2003) and after harvesting (2004). For transects sampled in 2008, mean BA of dead, dying and healthy trees (classes >3, 3 and <3, respectively, according to Imbeau and Desrochers (2002)), was determined for each treatment. In stands affected by natural mortality, the mean basal area of dead, dying and healthy trees was also determined for each species. Percent of total light transmitted (diffuse + direct), which is the percentage of light transmitted in a completely open field and averaged for the growing season (May to September), was determined for each hemispherical photograph. Mean % of

total light in treatments and at the different positions relative to trail (partial cuts only) was compared using an ANOVA model including treatment effect (fixed factor) and individual transects nested within treatments (treated as a random factor). If the ANOVA model was significant, a Tukey-post hoc test was used to determine significant treatment differences.

2.3.3.2 Sapling and regeneration composition

For composition analysis, species were grouped by shade tolerance according to Humbert et al. (2007) and Burns and Honkala (1990). Shade intolerant species included trembling aspen, white birch, pin cherry (*Prunus pensylvanica*) and jack pine; moderately tolerant species were red maple, white spruce and white pine and the tolerant species were balsam fir, black spruce and eastern white cedar. For all transects, sapling and regeneration densities (number of stems per ha) were calculated by shade tolerance group for each height class, as were densities of shrub species. Densities were compared between treatments (SC, HARP, controls and naturally disturbed stands) using a Kruskal-Wallis non-parametric analysis because data were not normally distributed even when transformed. In cases where the treatment effect was significant ($p \leq 0.05$), a Tukey-Kramer post-hoc test was used to determine, which stand densities were significantly different. In partial cuts, the influence of the harvesting trail on composition was evaluated by calculating the proportion of stems sampled in the different positions relative to the trail for each height class (sapling and regeneration) of each shade tolerance group and shrub species.

2.3.3.3 Structural diversity: Residual trees, snags and downed coarse woody debris

Diameter distributions of living residual trees were calculated for each treatment. The basal area of lightly degraded snags (degradation classes 4 to 6) and highly degraded snags (degradation categories of 7 and 8) were calculated for each stand. The volume of downed woody debris (DWD) was calculated by using the three transects in each stand and by applying the line intercept method described by Van Wagner (1968; 1982). The volume of fresh DWD (decomposition classes 1, 2 and 3) was calculated for conifer and broadleaf species while for highly decomposed DWD (decomposition classes 4-5), total volume was calculated without species differentiation. The mean basal area per transect of snags and the mean volume of DWD of each degradation category were compared between treatments using ANOVA. When necessary, these analyses were performed on log transformed data to respect normality of residuals. When the ANOVA model was significant ($p < 0.05$), a Tukey-post hoc test was used to determine significant differences between treatments.

2.3.3.4 Growth response

For the growth response analysis, only live and healthy individuals without major injuries were used. For these analyses, 746 trees, 274 saplings and 189 stems 31-99 cm tall were used (Table 4). To compare the growth response following partial cutting treatments and natural mortality, the ratio of the annual growth following disturbance on the mean growth before the disturbances (4 years) was calculated. The year of disturbance in the stands affected by natural mortality was determined by cross dating disks of dead trees to identify the years when most mortality occurred. In stands affected by natural mortality, most of the mortality (approximately 70%) occurred between the 1999 windthrow and the end of the FTC outbreak in 2003. Thus

1999 to 2003 were considered years of ongoing disturbances and relative growth of individuals from naturally disturbed stands was calculated by the ratio of annual post disturbance growth (2004 to 2007) to mean growth 4 years before disturbance (1995-1998). To compare the growth responses following the different disturbances without external influence of climate, the same pre-disturbance years (1995-98) were also used for the partial cut and control treatments. Furthermore, white birch and trembling aspen in all stands suffered a growth decline in 1995-1997 and 2002-2003 due to FTC defoliation. For this reason, the pre-disturbance years used to calculate the relative growth ratio of these species were 1998 to 2001, the four years between the last two FTC outbreaks.

For the growth response analysis, the regeneration and sapling layers were pooled together (referred hereafter as advance regeneration). Repeated measures ANOVAs were conducted in order to test whether the relative growth responses over time differed between treatments and dominance rank (or height class for the advanced regeneration). More specifically, we were interested in evaluating the interaction between the repeated effect «year relative to disturbance» and the model effects: treatment and dominance rank (or height class). The analysis was repeated over six years, the two years before and the 4 years after disturbance. If either interaction between years relative to disturbance and any model effect was significant, a univariate ANOVA was conducted separately for each year. The mixed model ANOVA included fixed factors, treatment and dominance rank (or height classes for the advance regeneration) as well as a spatial random factor (transect nested within stand). When the treatment effect was significant ($p < 0.05$), a Tukey-post hoc test was conducted to determine where the differences occurred. The effect of dominance rank was dropped from the model for trembling aspen because all sampled trees were dominant, nor was it used for balsam fir because dominant trees were only found in the control stand. Due to the low number of white spruce remaining in partially

harvested stands, white spruce from both partial cutting treatments were pooled together.

2.4 Results

2.4.1 Severity of disturbances

Succession cuts (SC) and the harvest with advance regeneration protection (HARP) treatment removed an average of 52.1% and 63.2% of the total basal area respectively (Table 1). In natural mortality (NM) stands, 46.6% of the total basal area was either dead or dying (degradation class ≥ 3) in 2008 (Table 2). Higher light levels ($p < .0001$) were measured in both partial cut treatments (HARP = 44.2%; SC = 32.8%) compared to the naturally disturbed (17.5%) and control treatments (21.2%) and significantly higher light levels occurred in the HARP compared to the SC treatment. As expected, in both partial cuts, light levels were higher ($p < 0.01$) in harvest trails (SC = 44.9 %; HARP = 54.2 %) than in residual strips (SC = 25.6 %; HARP = 20.3 %).

In stands affected by natural mortality, trembling aspen, balsam fir, white birch and black spruce suffered the most mortality (Table 3). Mortality in these stands occurred over a number of years but a windthrow event in 1999 and a marked decline in white birch and trembling aspen following the last forest tent caterpillar (FTC) outbreak appear to be responsible for most of the recent mortality. In naturally disturbed stands, 65% of the dead broadleaved trees and 72% of the dead conifer trees sampled died between 1999 and 2007. Furthermore, in naturally disturbed stands 92% of dead black spruce and 76% of the dead balsam fir sampled seem to have died immediately or in the years following the 1999 windthrow. Most of black spruce and balsam fir trees that died in 1999-2000 or 2001 were uprooted or snapped and balsam fir trees

that died between 2002 and 2006 exhibited a steep growth decline in the years following 1999. With one exception, all white birch and trembling aspen that died after 1999 were all still standing in 2008 and those that died between 2004 and 2007 all showed growth declines following the last FTC outbreak.

2.4.2 Sapling and regeneration composition

Balsam fir is the dominant shade tolerant species and is the most abundant of all species in all height classes (Figure 1). For the smallest height class (15-30cm) greater densities ($p < 0.0001$) of shade tolerant species were observed in stands affected by natural mortality compared to SC, HARP and control stands. For this height class, densities were also higher ($p < 0.0001$) in the SC and control treatments compared with HARP (Figure 1a). For the tallest sapling height class ($> 4m$), higher densities ($p < 0.01$) were observed in the control stand compared to both partial cut treatments (Figure 1a). Similar densities of shade tolerant species were found in all treatments for the other height classes. In both partial cut treatments, for all height classes, between 70% and 100% of sampled tolerant species stems were sampled in the residual strip (including individuals $\leq 2m$ from the harvest trail).

For moderately shade tolerant species (Figure 1b), red maple was the dominant species. Higher densities ($p = 0.03$) of moderately tolerant regeneration 5-30cm tall were present in the SC compared to the naturally disturbed stand while for regeneration 31-99 cm tall, higher densities ($p < 0.01$) were observed in the SC compared to control and naturally disturbed treatments (Figure 1b). For moderately tolerant saplings 1-2m, higher densities ($p < 0.01$) occurred in both partial cut treatments compared to control stands but only SC had higher densities than naturally disturbed stands (Figure 1b). Finally, there was no significant difference in

moderately tolerant sapling densities between treatments for the two tallest height classes. In the SC treatment, large proportions (39-70%) of moderately tolerant individuals were sampled in harvest trails for all height classes except the tallest saplings ($> 4\text{m}$) where 60% of individuals were sampled in the residual strip. For the HARP treatment, most moderately shade tolerant individuals were sampled $\leq 2\text{m}$ from the harvest trail (42-67%) except for the tallest height class ($< 4\text{m}$) that were all sampled in the residual strip.

For intolerant species (Figure 1c), regenerating trembling aspen and pin cherry stems were almost exclusively found in partial cuts or stands affected by natural mortality. In control stands, white birch was the principal intolerant species present. White birch and pin cherry were more abundant in the HARP treatment for both low and high regeneration while trembling aspen dominated all height classes in the SC treatment (Figure 1c). For the lower height class (5-30cm), higher densities occurred in the HARP treatment compared to control stands ($p < 0.01$). Higher densities of high regeneration were observed in both partially cut treatments compared to the control and naturally disturbed stands ($p < 0.0001$) (Figure 1c). For saplings of intolerant species 1-2m tall, densities were higher ($p < 0.0001$) in both partial cut treatments compared to control stands but higher densities were only observed in the SC compared to naturally disturbed stands (Figure 1c). For saplings 2.1-4 m tall, higher densities ($p = 0.02$) occurred in the SC treatment compared to control stands. For saplings over 4m tall, densities were not different between treatments. In both partial cut treatments, the majority of shade intolerant stems of all height classes were sampled either in the harvest trail or $\leq 2\text{m}$ from it (HARP 94-100% of sampled stems and SC 59- 96% of sampled stems).

Bush honeysuckle (*Diervilla lonicera*) was the most abundant shrub species $< 1\text{m}$ in all treatment while whiterod viburnum (*Viburnum cassinoides*) and beaked hazelnut (*Corylus cornuta*) were the main shrub species taller than 1m. Shrub densities were

not different between treatments for all height classes, except in the 31-99cm class where higher densities ($p < 0.0001$) were found in the SC and the naturally disturbed stands compared to the HARP and control stands (Figure 1d). These differences are mainly due to the higher densities of bush honeysuckle in these stands. For both partial cut treatments, similar proportions of sampled shrubs in the regeneration layer (5-30cm and 31-99cm tall) were found in the three positions relative to trail. For shrubs in the sapling layer (1-2m and 2.1-4m tall) a higher proportion (80% of sampled stems) was sampled in or within 2m of the trail compared to the residual strip.

2.4.3 Structural diversity: Residual trees, snags and downed coarse woody debris (CWD)

Both partial cut treatments maintained residual trees of a wide range of size classes but had fewer trees over 30cm DBH than control and naturally disturbed stands (Figure 2). Mean basal area of slightly degraded snags was higher ($p = 0.04$) in natural mortality stands compared to the HARP treatment but not different from the SC treatment (Figure 3). Slightly degraded snags of trembling aspen and white birch were important in all treatments except in the HARP treatment where snags of these species were absent. For highly degraded snags, there were higher snag basal area in naturally disturbed stands compared to the SC treatment ($p = 0.04$) but no difference with the HARP treatment.

The mean volume of freshly DWD (m³/ha) was not significantly different between treatments for broadleaf species while for conifer species both partial cut treatment and naturally disturbed treatments had higher ($p < 0.01$) volumes of DWD than control stands (Figure 4). For both partial cut treatments, spruce DWD was abundant while in the control and natural disturbed treatments volumes of balsam fir DWD

were more important. Mean volume of highly degraded DWD did not significantly differ between stands ($p = 0.69$).

2.4.4 Growth response

2.4.4.1 Tree layer

Over time the growth responses differed between treatments for all species (significant interaction between time and treatment of the repeated measure ANOVA: trembling aspen $p = 0.03$; white birch $p < 0.0001$; white spruce $p < 0.0001$; black spruce $p < 0.0001$ and balsam fir $p < 0.0001$). For white birch and white spruce the growth response following disturbances of dominant and pole size trees also differed between treatments (significant interaction of years \times treatment \times dominance rank, $p = 0.03$ for both species). More specifically, in naturally disturbed stands, relative growth of dominant white birch trees decreased while pole size white birch increased slightly. On the other hand, in both partial cut treatments, dominant white birch had faster and higher growth increases than pole size stems (Appendix A, Figure A3). Pole size white spruce in partial cut stands had a continual growth increase following harvesting while dominant white spruce had a rapid growth increase the first two years following harvesting but then recorded a steep decline 3 years after harvesting. In the other treatments, growth responses were similar between pole size and dominant white spruce (Appendix A, Figure A4).

When relative growth ratios of white birch were analysed year by year through the univariate ANOVAs, the interaction between dominance rank and the treatment effect was marginally significant ($p = 0.07$) 2 and 4 years after disturbances because in both partial cut treatments dominant trees had higher growth than pole size trees but not in

the other treatments. Two years after disturbances, the relative BA growth ratios of white birch in the HARP treatment were higher than in all the other treatments while three and four years after they were only higher than the control stands (Figure 5a, Table 5). For trembling aspen, two and three years after disturbance, the relative BA growth ratios were significantly higher ($p < 0.01$) in the SC treatment compared to both the control and the naturally disturbed stands (Figure 5b; Table 5).

For white spruce, one year after disturbances, relative BA growth ratios of dominant trees were higher in partial cuts compared to control stands but no differences were found between treatment for pole size trees (significant interaction between treatment and dominance rank, $p = 0.03$;). Two years after disturbances, higher relative BA growth ratios of dominant trees were observed in partial cuts compared to both control and naturally disturbed stands but not for pole size tree (significant interaction between treatment and dominance rank, $p = 0.02$; Table 5). Three years after disturbances the relative BA growth ratios of white spruce were higher in partial cuts compared to the control stands while four years after disturbance they were also higher than naturally disturbed stands ($p = 0.04$, Figure 5c; Table 5). Finally, three years after disturbances pole size white spruce in all treatments had higher ($p < 0.01$) relative BA growth ratio than dominant white spruce (Table 5).

For black spruce, one year before disturbances, pole size black spruce had higher relative BA growth ratios than dominant black spruce in all treatments ($p < 0.01$; Table 5). One and two years after disturbances, relative BA growth ratios of dominant black spruce were higher in naturally disturbed stands than in the control and HARP treatments but not pole size trees (significant interaction between treatment and dominance rank, $p = 0.01$ and 0.03 , Table 5). Three years after disturbance, relative BA growth ratios were significantly different between at least two treatments (significant ANOVA $p = 0.045$) but no differences were found between treatments using the Tukey-post hoc test.

For balsam fir, two years after disturbances, trees from both partial cut treatments had higher ($p < 0.01$) relative BA growth ratios than those in control stands (Figure 5f; Table 5). Three years after disturbances, balsam fir trees in both partial cut treatments had higher ($p < 0.0001$) relative BA growth ratios than in both naturally disturbed and control stands (Figure 5f; Table 5). Four years after disturbances only balsam fir trees from the HARP treatment had significantly higher ($p < 0.0001$) relative BA growth ratios than those in both naturally disturbed and control stands while balsam fir trees from the SC treatment were only higher ($p < 0.0001$) than those in the control stands.

2.4.4.2 Balsam fir advanced regeneration (saplings and regeneration)

The growth response of balsam fir advance regeneration differed between treatments as well as between height classes (significant interaction in the repeated measures analysis between years and treatment $p < 0.0001$ and years and height class $p = 0.04$). Relative radial growth ratios for balsam fir advance regeneration were higher one year after disturbances ($p = 0.02$) in naturally disturbed stands than the HARP and the control treatments, but not higher than those in the SC treatment (Figure 6a; Table 5). Two years after disturbances, relative radial growth ratios of balsam fir advance regeneration in naturally disturbed stands were only higher ($p = 0.01$) than in the control stands (Figure 6a; Table 5). Two years after disturbance, relative growth of balsam fir 31-99cm tall was higher than balsam fir >4m tall ($p = 0.02$, Table 5). Three years after disturbances relative radial growth ratios of balsam fir AR from both partial cut and naturally disturbed stands were higher ($p < 0.01$) than in control stands and relative radial growth of balsam fir in the three smaller height classes was higher than balsam fir >4m tall ($p < 0.0001$, Table 5). Four years after disturbances, comparisons of relative growth of balsam fir advance regeneration between

treatments differed from one height class to another (Table 5, significant interaction between the effect of height class and treatment). More specifically, relative growth of balsam fir 31-99cm tall was higher in the HARP treatment than both naturally disturbed and control stands, relative growth of balsam fir 1-2m tall was higher in SC treatment than control stand while balsam fir 2-4m and >4m tall in both partial cut treatments and naturally disturbed stands had higher relative radial growth than balsam fir in control stands (Figure 6).

2.5 Discussion

2.5.1 Differences between disturbances

Time elapsed following gap creation and gap size are important factors influencing gap closure (Runkle et Yetter 1987; Valverde et Silvertown 1997). In the naturally disturbed stands studied, recent tree mortality occurred over several years between 1999 and 2006 gradually creating canopy openings compared to the sudden removal (2003-2004) in partial harvesting treatments. This is consistent with previous literature that found that in unmanaged forests, canopy openings are created gradually by multiple events over long periods (Lertzman et Krebs 1991; Qinghong et Hytteborn 1991; McCarthy 2001). Gap size can influence the time and the type of gap closure as small gaps are often closed rapidly by extension of branches in tree crowns while closure of larger gaps depends on the growth of tree regeneration in the gaps (Runkle 1985). In British Colombia, Coates and Burton (1997) found that large gaps are more frequent in partially harvested stands compared to unmanaged forest where small gaps usually dominate (Lertzman et Krebs 1991; Kneeshaw et Bergeron 1998; McCarthy 2001). In this study naturally disturbed stands were sampled 8 years following the «beginning» of mortality compared to 4 years after harvest. The longer

time elapsed since gap creation and the potentially smaller gap size in naturally disturbed stands may have led to higher levels of gap closure, which could in turn explain why despite similar BA removal, light levels were lower than in both partial cut treatments.

Most of the recent mortality in naturally disturbed stands in this study was caused by windthrow of conifer species and gradual dieback of aspen and white birch following forest tent caterpillar (FTC) outbreaks. Balsam fir and black spruce were most affected by windthrow (76% and 92%, respectively of sampled dead trees). These species have a high incidence of root and trunk decay, thus increasing their susceptibility to windthrow (Whitney 1989a; Silva et al. 1998b). Little direct mortality from windthrow was observed for intolerant species (trembling aspen and white birch) even though these species have often been found to be more susceptible to windthrow than shade tolerant species (Foster 1988; Arévalo et al. 2000; Rich et al. 2007). Frey et al. (2004) reviewed aspen dieback in North America and suggested that the principal inciting factors («the primary instigators of decline») are drought and defoliation by insects. Windthrow, in most cases, is identified as a contributing factor which only becomes important following an inciting event. Important dieback of trembling aspen occurred between 1990 and 2000 in northeastern Ontario (not far from our study area) following two successive FTC outbreaks (Candau et al. 2002). We assume that the cumulative effect of the last two FTC outbreaks (1995-96 and 2002-2003), possibly with exacerbating weather effects (Harvey et Brais 2007), is responsible for the aspen and white birch dieback in this study.

2.5.2 Saplings and regeneration composition

One objective of partial cutting may be to favour recruitment of shade tolerant, late-successional species in order to better emulate succession of species found following light, secondary disturbances in boreal mixedwood forests (Kneeshaw et Bergeron 1998; Webb et Scanga 2001; Rich et al. 2007; Reyes et al. 2009). In this study, as in the previously mentioned studies, shade tolerant species dominated the advance regeneration layer (regeneration and sapling) in partial natural disturbances and control stands, indicating stand development toward late-successional conditions. In naturally disturbed stands, the gradual mortality and the simultaneous closure of gaps produced lower light levels, limiting the establishment of shade intolerant species. Even though both partial cutting treatments maintained similar densities of shade tolerant species compared to naturally disturbed stand, higher light levels and removal of tall advance regeneration in the harvest trail allowed shade intolerant and moderately tolerant hardwood species to establish in or close to the harvesting trails. Nevertheless, the return of mixed species composition in both partial cut treatment reduces the gap with natural forests compared to conventional clear cutting or careful logging methods which generally create conditions favourable to shade intolerant species (Prévost et Pothier 2003; Man et al. 2008).

Shrub competition has been found to limit establishment and growth of tree seedlings in different ecosystems and following different types of disturbances (Batzler et Popp 1985; Harvey et al. 1995; Ricard et Messier 1996; Kneeshaw et Prévost 2007). In this study, there were few tall shrubs (> 1m) such as mountain maple and speckled alder but abundant small shrubs (<1m), suggesting that shrub competition could limit tree establishment and growth of regeneration < 1 m tall. This said, in both partial cutting treatments and in naturally disturbed stands, significant growth increases occurred in balsam fir 31-99 cm tall; therefore, the influence of shrub competition may be most pronounced on seedling establishment and on survival of small

seedlings rather than on advance regeneration. In these stands, the presence of tall (>1m) advance regeneration of each shade tolerance group also indicates that some individuals have already outgrown the shrub layer. This contrasts with other studies in eastern boreal mixedwoods where dense shrub layers, taller than advance regeneration and established seedlings were present 3 or 5 years after partial harvesting (Bourgeois et al. 2004; MacDonald et al. 2004; Man et al. 2008).

2.5.3 Maintenance of structural diversity

Another objective of partial cutting is to maintain stand structural diversity, which is recognized as an important driver and product of ecosystem processes and biological diversity (Spies 1998). In this study, we expected that retention of living trees of different species and of different size classes in both partial cutting treatments would contribute to conservation of vertical structure that more closely resembles partial natural disturbances than traditional clear cutting (Franklin et al. 2002). Indeed, we found that both partial cutting treatments maintained a wide range of residual tree sizes similar to naturally disturbed stands, including trees over 20 cm DBH. However, the partial cut treatments had fewer trees over 30 cm DBH compared to controls and naturally disturbed stands. The HARP prescription called for 100% removal of all intolerant hardwood stems ≥ 10 cm DBH so very few living trembling aspen and white birch stems were maintained compared to naturally disturbed stands.

Higher total BA of highly degraded snags were measured in naturally disturbed stand compared to the SC treatment while lower BA of slightly degraded snags was measured in the HARP treatment compared to naturally disturbed stands. Furthermore, some compositional differences were also noted as none of the slightly degraded snags in the HARP treatment were trembling aspen or white birch. The lack

of live stems and slightly degraded aspen and birch snags in the HARP treatment may be important as large hardwood stems, particularly aspen, are important habitat structures for cavity nesting birds (Harestad et Keisker 1989; Martin et al. 2004; Hollenbeck et Ripple 2008). Thus the maintenance of living trees and snags of different species, including trembling aspen and white birch, in the SC treatment better emulates secondary natural disturbances than the HARP treatment.

Finally, downed woody debris (DWD) is another important aspect of forest structure that has implications for wildlife, nutrient cycling and tree regeneration (Bowman et al. 2000; Narukawa et al. 2003; Parent et al. 2003; Pearce et Venier 2005; Brassard et Chen 2006). In all treatments, we found similar volumes of highly decomposed DWD a favourable substrate for establishment and survival of tolerant conifer regeneration (Simard et al. 1998; Greene et al. 1999; Zielonka et Niklasson 2001; Kuuluvainen et Kalmari 2003; Motta et al. 2006). In addition, both partial cutting treatments studied had similar volumes of freshly downed woody debris compared to naturally disturbed stands. In control stands however, there were smaller volumes of fresh DWD of conifer species compared to the partial cuts and naturally disturbed stands. These results emphasize the importance of comparing partial cuts to stands affected by natural secondary disturbances.

2.5.4 Growth responses

Besides maintaining characteristics of over-mature forest including shade tolerant regeneration and structural diversity, partial harvesting should also induce growth of regeneration and residual stems (Thorpe et Thomas 2007). In this study, radial growth response of balsam fir advance regeneration of all height classes (<1m, 1-2m, 2-4m and > 4m) was similar in naturally disturbed stands and both partial cutting

treatments. Following the HARP treatment, however, growth increases in the three smallest balsam fir height classes were delayed by 2 or 3 years while in the SC treatment and naturally disturbed stands growth increased immediately following disturbances. A growth shock due to the higher BA removal and subsequent higher light and drought stress in the HARP treatment could explain these delayed growth increases (Ruel et al. 2000; Kneeshaw et al. 2002; Parent et Ruel 2002). However, these initial growth shocks should have a limited influence on wood production as growth increased rapidly within four years and future growth will likely compensate for slow initial response.

For the tree layer, partial cutting treatments increased BA growth of all tree species (except black spruce) compared to naturally disturbed stands which were similar to the control stands. Following partial cutting, balsam fir and white spruce had the greatest growth increases and the shortest delay in growth (2 years). These growth delays are shorter than those found in previous studies where growth delays of 3 to 5 years were found following partial harvesting for white pine, white spruce and other conifer species (Youngblood 1991; Latham et Tappeiner 2002; Bevilacqua et al. 2005). Delayed radial growth could be explained by a greater resource allocation to roots to offset the transpiration losses associated with abrupt environmental changes following partial harvesting (Urban et al. 1994; Kneeshaw et al. 2002). Black spruce was the conifer species with the smallest growth increase following partial cutting and no significant difference in relative growth was observed between treatments. In northern boreal black spruce stands, Thorpe et al. (2007) observed radial growth increased 3 years following partial cuts that removed 80% of BA suggesting that greater BA removal might be necessary for rapid black spruce growth increase. Trembling aspen and white birch, both host species of the forest tent caterpillar (Fitzgerald 1995), regained pre-outbreak growth levels more rapidly following partial cut treatments compared to stands affected by natural mortality. Two years after the end of the last FTC outbreaks (2003), trembling aspen in the SC treatment

increased in growth beyond pre-outbreak levels by 50% while in control and naturally disturbed stands pre-outbreaks growth recovered 3 and 4 years following the FTC outbreak, respectively. In this study, the return to pre-outbreak growth levels in naturally disturbed and uncut stands was slower than in previous studies that found that two years after the cessation of outbreaks, there was no apparent effect of defoliation on BA growth (Duncan et Hodson 1958; Churchill et al. 1964).

We also expected that following partial cut treatments, smaller trees would have greater growth increases than dominant trees, partly because they experience greater increases in light resources and because smaller trees have been found to have greater growth responses following various silvicultural treatments (Shen et al. 2000; Deal et Tappeiner 2002; Pothier et Prévost 2008). However, we did not observe such an effect for any of the species studied. The growth responses of both dominant and pole size black spruce were similar, supporting findings by Thorpe et al. (2007) that tree size is a poor predictor of black spruce growth response following partial harvesting. Even more surprising were the greater growth increases that occurred in dominant white spruce and white birch compared to pole size stems. Following partial harvesting, pole size trees are either released from competition from dominant trees or continue to be suppressed by residual dominant trees. In the first case, the sudden increase in light exposure experienced by released pole size trees may induce increased resource allocation to the root system in order to offset transpiration losses (Urban et al. 1994; Kneeshaw et al. 2002) which in turn can increase delays in height and radial growth compared to dominant trees that experience a smaller change in light regime. In the second case (suppression maintained by dominant trees), pole size trees may have lower growth increases as resource availability might only be slightly increased. Furthermore, competition for nutrients has been found to limit growth more for suppressed than dominant trees following partial harvesting (Shen et al. 2000), a factor that could also contribute to the slower growth response of suppressed pole size trees in this study. It is also possible that longer time intervals may be

needed to register larger growth responses of pole size trees as greater growth responses of smaller trees have been found in studies of at least 10 years (Shen et al. 2000; Deal et Tappeiner 2002; Pothier et Prévost 2008).

2.5.5 Implications for forest management

Both the HARP and the succession cutting (SC) treatments maintained high densities of shade tolerant species and structural attributes that better emulated naturally disturbed stands than conventional clear cutting (Franklin et al. 2002; Reyes et al. 2009). However, the SC treatment better emulated naturally disturbed stands than the HARP treatment since it maintained live stems and lightly degraded snags of hardwood species and favoured increased growth of balsam fir advance regeneration immediately following harvest without a growth shock. Furthermore, it has been shown that maintaining live trembling aspen stems, as in the SC treatment, may also have the benefit of facilitating black spruce growth and increasing total stand volume (Légaré et al. 2004; Légaré et al. 2005; Sainte-Marie 2009) as well contributing to the maintenance of a diverse flora (Boudreault et al. 2000).

Timing the partial harvesting at the end of the FTC outbreak might have pre-empted some imminent mortality of host species and allowed white birch and trembling aspen to regain pre-outbreak growth levels more rapidly. Because white spruce had faster and greater growth increases following harvesting than black spruce and because black spruce is more susceptible to windthrow (Whitney 1989a), harvesting more black spruce and leaving more white spruce standing following partial cutting (where possible) may have produced a more stable residual stand. Furthermore, the maintenance of as little as 1.5m²/ha basal area of white spruce may be sufficient for the establishment of white spruce seedlings if harvest is synchronized with a mast

year and sites are adequately prepared (Stewart et al. 2000; Greene et al. 2002; Prévost et Pothier 2003).

The emulation of natural disturbance is intended to maintain natural spatial patterns and important ecological processes such as nutrient cycling, succession, natural regeneration and mortality. In this study, partial cutting was able to emulate stands in an advanced successional stages affected by secondary disturbance by maintaining similar densities of shade tolerant regeneration and by maintaining many attributes of structural diversity. Furthermore, partial cutting treatments induced rapid increases in radial growth of residual stems suggesting that production forestry objectives, as well as biodiversity objectives, may be met by these kinds of treatments.

FIGURE CAPTIONS

Figure 1: Mean regeneration densities in the different treatments (HARP-H, SC, Control-C and natural mortality-NM) for each height class (5-30cm, 31-99cm, 1-2m, 2.1-4m and >4m) by shade tolerance group of tree species a) tolerant, b) moderately tolerant c) intolerant and d) for shrub species. The proportions occupied by each species are presented for each shade tolerance group except for shrub species which are grouped. Treatments with different letters have significantly different total stem densities. Error bars represent standard error. Note differences in Y-axes scales.

Figure 2: Diameter frequency distribution of live trees (> 9cm DBH) in treatments in 2008.

Figure 3 : Mean total basal area (m²/ha) of snags with low and high degradation index for the different treatments (classes 4-6 and 7-8 respectively, according to Imbeau and Desrochers' (2002 classification) The proportion of total snag basal area occupied by the different species is also presented. Treatments with different letters have a significantly different total snag basal area ($p < 0.05$). Other species include red maple, white pine and eastern white cedar. Bars represent standard error.

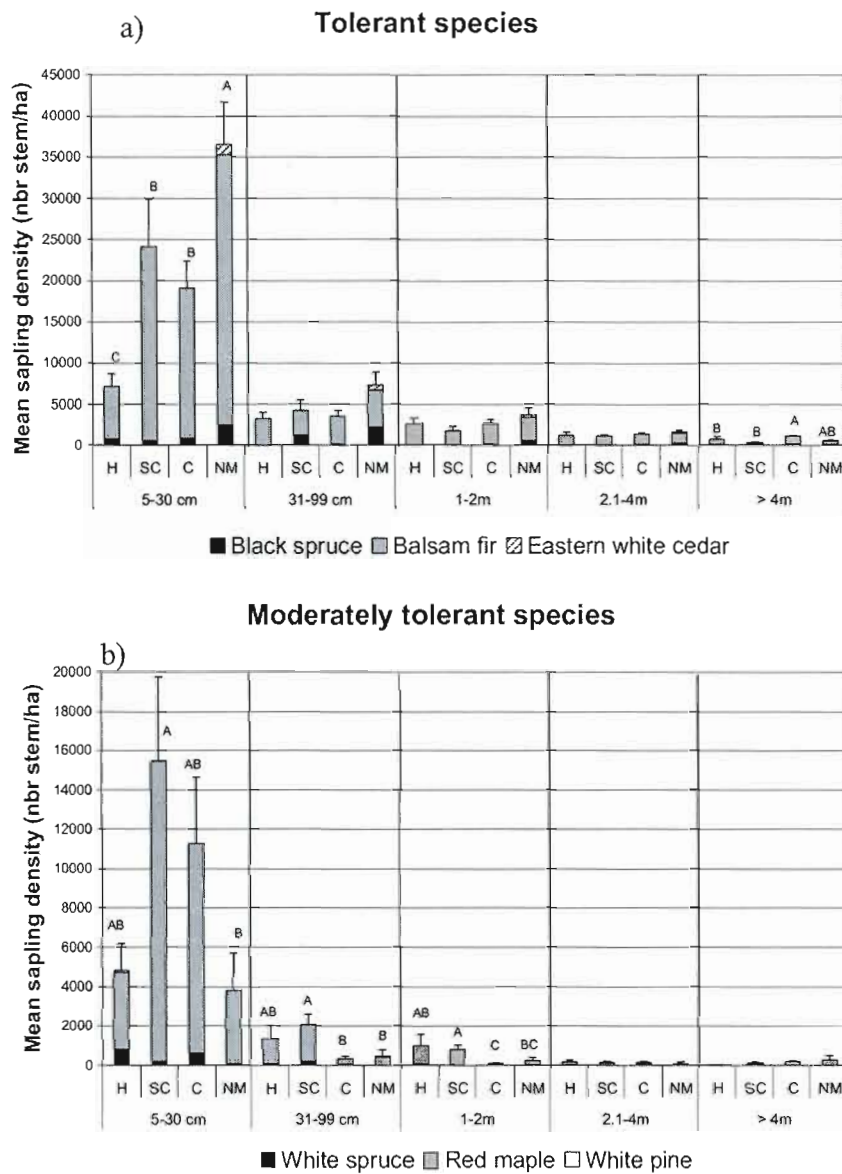
Figure 4 : Mean total volume (m³/ha) of freshly downed woody debris (classes 1-3 according to Daniel et al. 1997) of broadleaf species and conifer species for the different treatments. The proportion of total volume of DWD occupied by the different species is also presented. Treatments with different letters have significantly different total volumes of DWD ($p < 0.05$). Bars represent standard error.

Figure 5 : Relative BA growth ratio of each treatment for a) trembling aspen b) white birch c) white spruce d) black spruce and e) balsam fir. Significant effects of treatment and dominance in the ANOVA model are indicated for each year on the x-axis. Significant effects of treatments are represented by * ($p < 0.05$), ** ($p < 0.01$), *** ($p < 0.0001$); significant effect of dominance ($p < 0.05$) is represented by † and a significant interaction ($p < 0.05$) between these effect by */†. When the interaction was not significant, treatments with different relative BA growth ratios are represented by different letters (Tukey post-hoc test). Bars represent standard error.

Figure 6 : Relative radial growth ratios of each treatment for advance balsam fir regeneration of each height class a) 31-99cm, b) 1-2m, c)2-4m and d)>4m tall. Scales of Y axes have been adjusted to better fit the data. Bars represent standard error.

FIGURES

Figure labcd



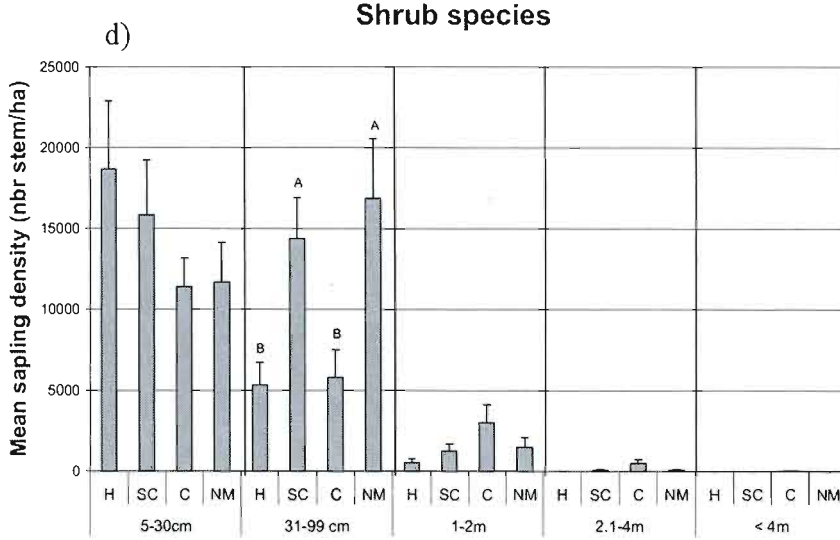
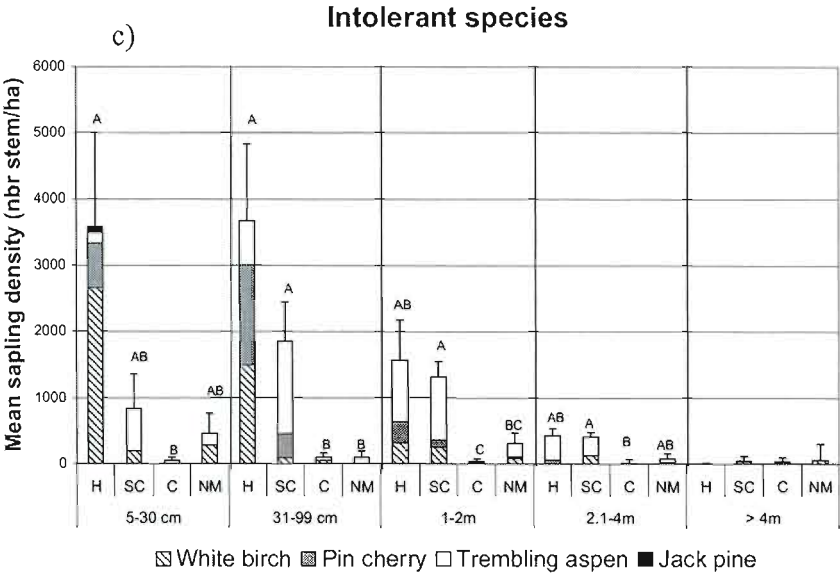


Figure 2

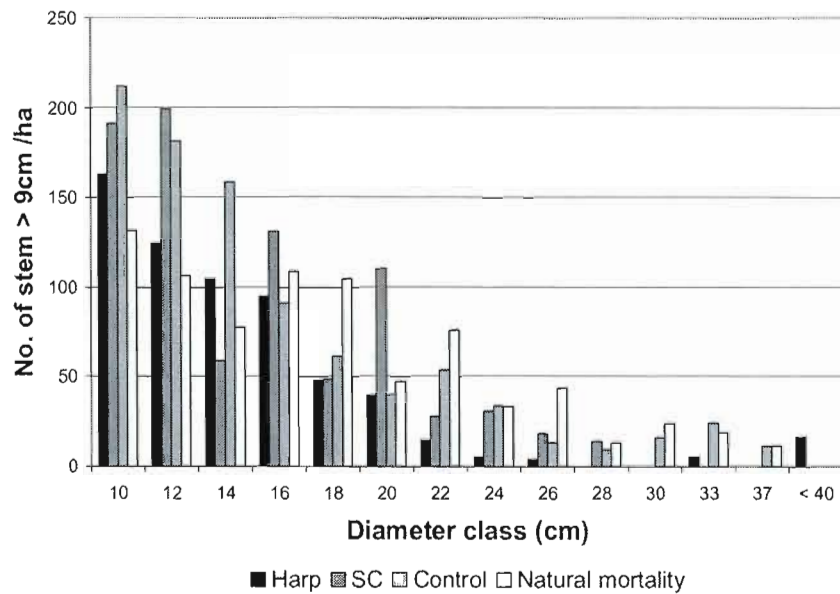


Figure 3

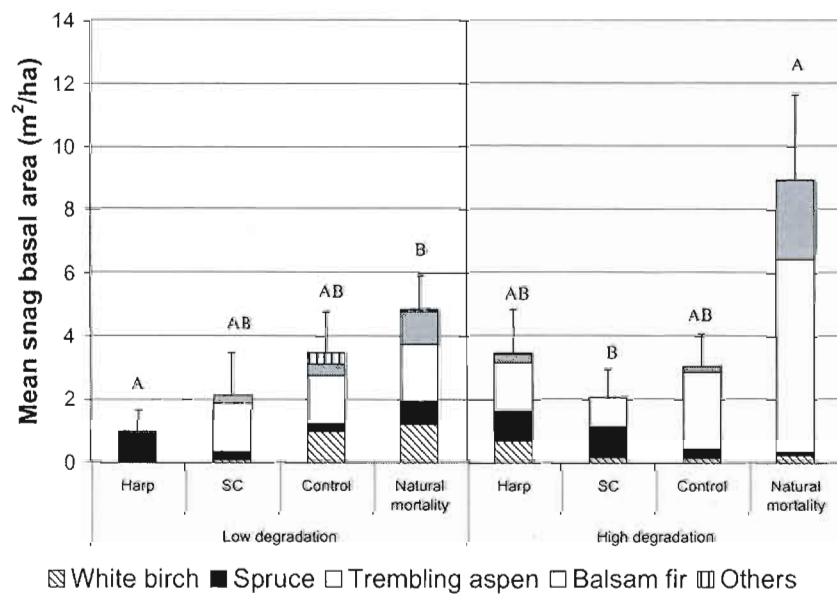


Figure 4

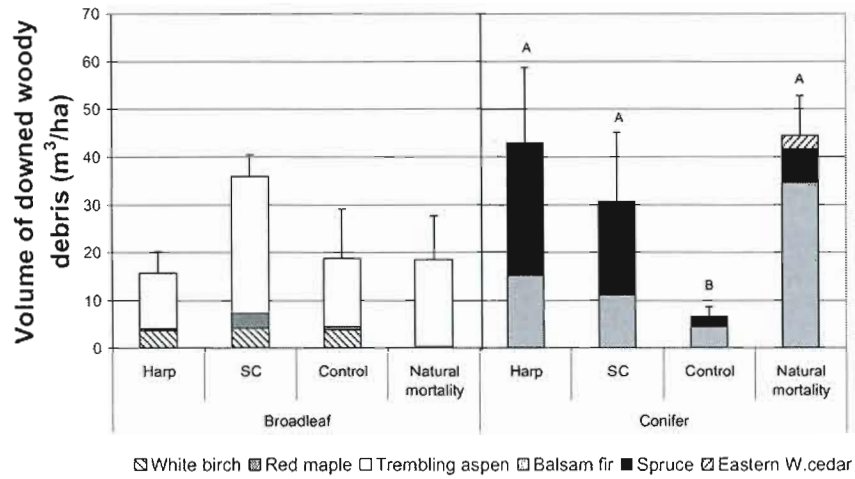
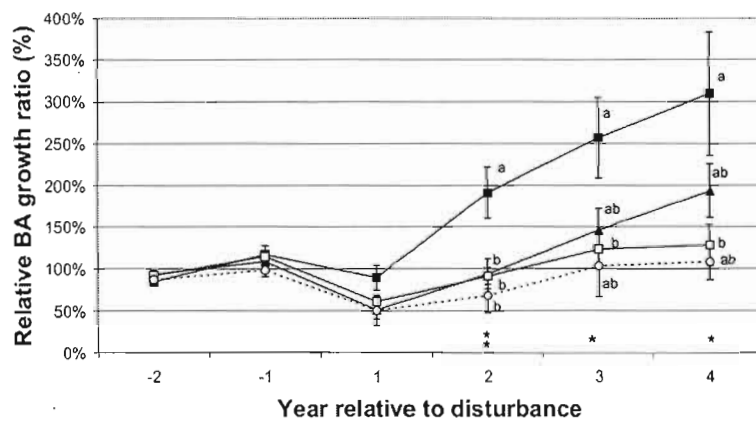
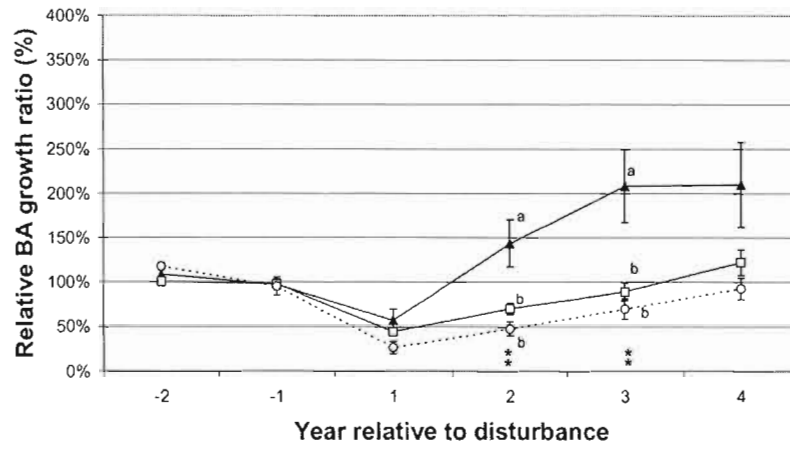


Figure 5

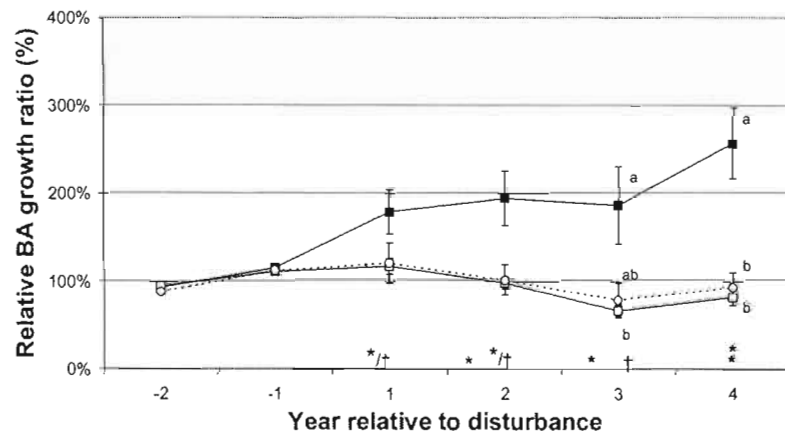
a) White birch



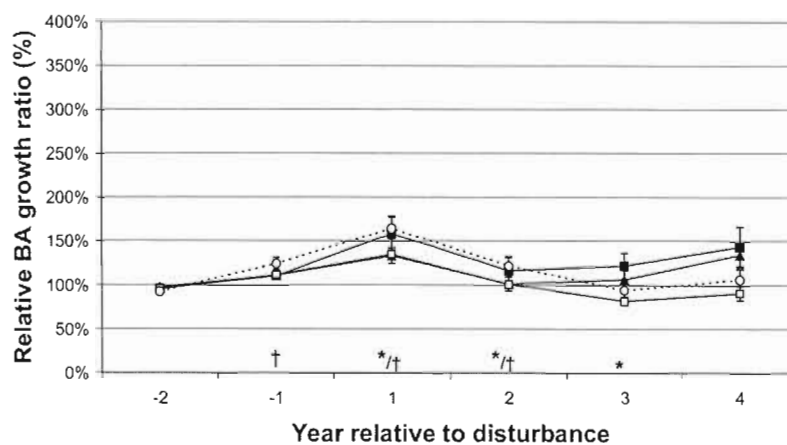
b) Trembling aspen



c) White spruce



e) Black spruce



f) Balsam fir

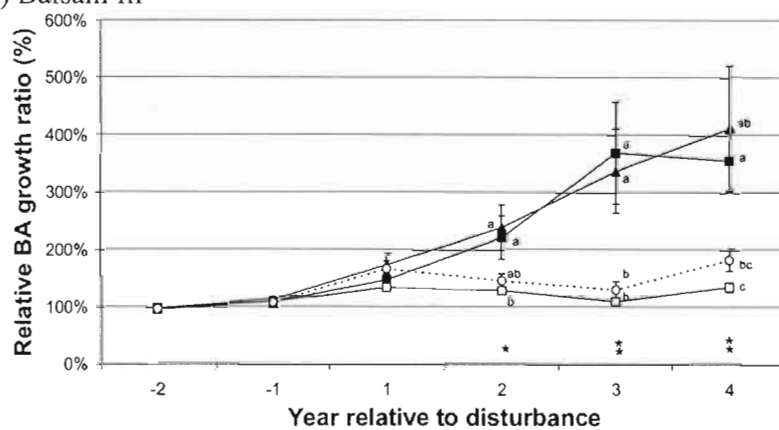
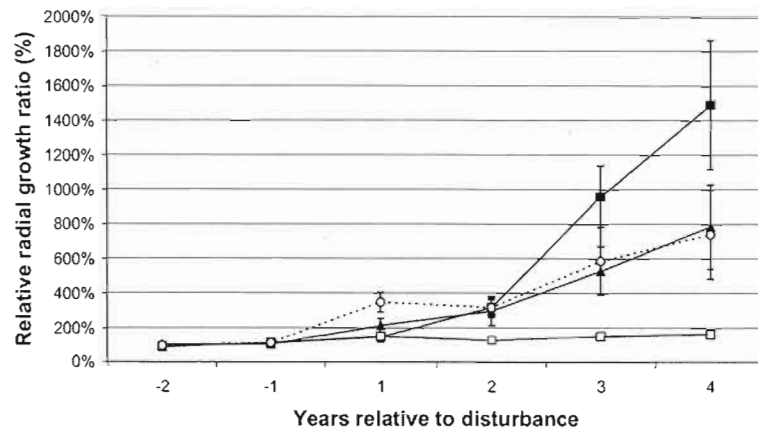
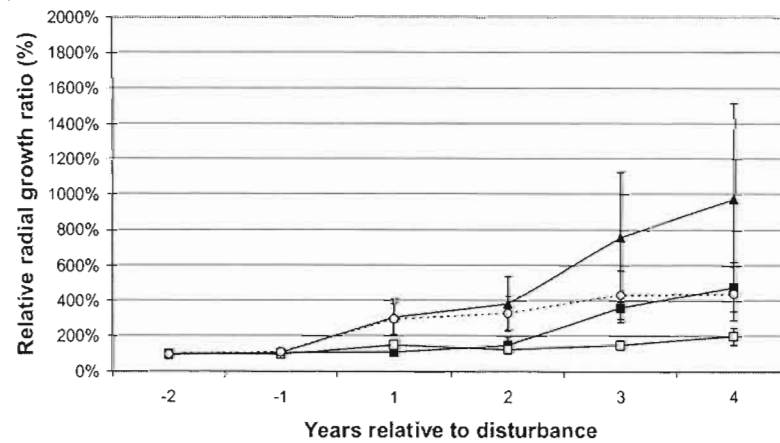


Figure 6

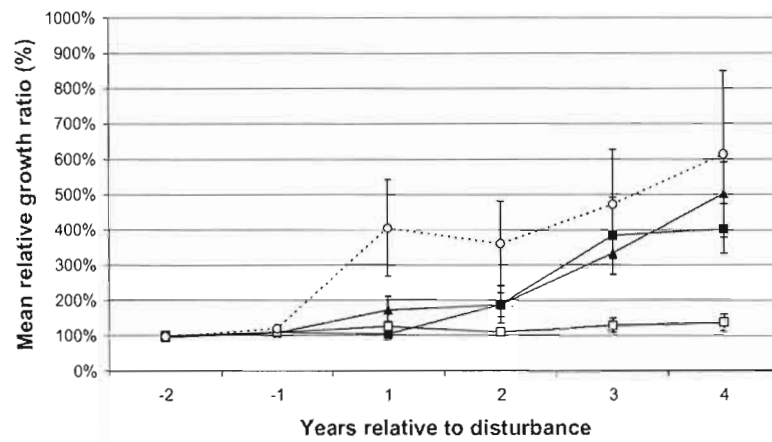
a) Balsam fir 31-99cm tall



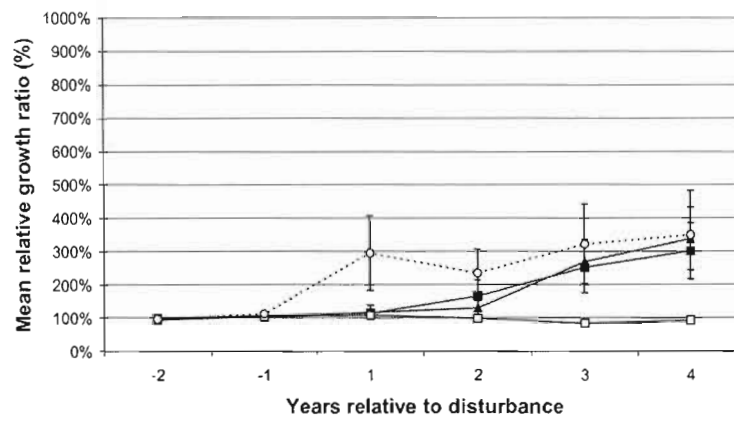
b) Balsam fir 1-2m tall



c) Balsam fir 2-4m tall



d) Balsam fir >4m tall



TABLES

Table 1 : Mean total basal area (m²/ha) for all species measured in both partial cut treatments (SC and HARP) before (2003) and after harvesting (2004) and mean total basal area measured in control stands in 2003. Mean total basal area of living trees is also presented for each treatment. Basal areas were determined from DBH measurements made in five randomly positioned 400 m² plots per stand. Standard errors are presented in parentheses.

		SC		HARP		Control
		Before harvest 2003	After harvest 2004	Before harvest 2003	After harvest 2004	Before harvest 2003
Intolerant	White birch	2.93	1.77	1.64	0.77	1.90
		(0.50)	(0.32)	(0.50)	(0.13)	(0.42)
	Trembling aspen	4.68	3.06	5.13	0.79	3.64
		(0.94)	(0.99)	(1.12)	(0.32)	(0.86)
Moderately tolerant	White spruce	1.35	0.85	2.90	0.74	2.58
		(0.47)	(0.37)	(0.75)	(0.34)	(0.55)
	Red maple	0.82	0.55	0.24	0.09	0.50
		(0.27)	(0.19)	(0.19)	(0.08)	(0.23)
	White pine	0.58	0.62	2.51	1.70	1.75
		(0.27)	(0.29)	(1.05)	(0.64)	(0.77)
Tolerant	Black spruce	6.03	3.09	11.58	4.73	6.45
		(1.03)	(0.84)	(1.73)	(1.17)	(0.99)
	Balsam fir	3.44	1.77	2.21	1.00	3.53
		(0.41)	(0.31)	(0.34)	(0.19)	(0.50)
	Eastern white cedar	0.14	0.14	0.05	0.04	0.04
		(0.14)	(0.14)	(0.04)	(0.04)	(0.04)
Others	Yellow birch, Jack pine and Tamarack	0.79	0.43	0.66	0.05	1.27
		(0.49)	(0.26)	(0.39)	(0.05)	(0.51)
Total		23.73	12.36	26.9	9.91	24.77
		(1.67)	(1.45)	(1.65)	(1.09)	(1.20)
Total BA of living trees		19.24	8.41	21.39	7.16	21.37
		(1.35)	(1.13)	(1.15)	(0.86)	(1.29)

Table 2 : Mean basal area (m²/ha) of healthy, dying, and standing dead trees (degradation classes <3, 3 and >3 according to Imbeau and Desrochers 2002), in treatments sampled 5 years after harvesting. Basal area was determined from DBH measurement made in transects sampled in 2008. Standard errors are presented in parentheses and percentages of total basal area are in bold.

	Healthy	Dying	Dead	Total
HARP	12.17 (2.62) 70.4	0.65 (0.19) 3.8	4.47 (1.32) 25.8	17.29 (2.71)
SC	15.65 (1.85) 75.7	0.83 (0.39) 4.0	4.20 (1.95) 20.3	20.68 (3.42)
Control	24.72 (1.64) 76.1	1.24 (0.42) 3.8	6.53 (1.49) 20.1	32.50 (2.16)
Natural mortality	19.52 (2.25) 53.3	2.44 (1.44) 6.7	14.62 (2.41) 40	36.58 (3.41)

Table 3 : Mean basal area (m²/ha) of healthy, dying and dead trees of the different species sampled in 2008 in stands affected by natural mortality. Basal area was determined from DBH measurements made in transects. Standard errors are presented in parentheses and percentages of total basal area are in bold.

		Stands affected by natural mortality			
		Healthy	Dying	Dead	Total
Intolerant	White birch	2.65 (1.20) 51.1	1.08 (1.08) 20.8	1.46 (0.42) 28.1	5.19 (1.56)
	Trembling aspen	3.03 (1.02) 27.3	0.36 (0.36) 3.2	7.70 (3.32) 69.5	11.09 (3.51)
Moderately tolerant	White spruce	4.32 (2.26) 100	0	0	4.32 (2.26)
	Red maple	0.18 (0.12) 100	0	0	0.18 (0.12)
	White pine	0.26 (0.26) 100	0	0	0.26 (0.26)
Tolerant	Black spruce	4.55 (1.87) 68.4	0.65 (0.44) 9.8	1.45 (0.87) 21.8	6.65 (2.91)
	Balsam fir	4.12 (0.88) 49.8	0.20 (0.11) 2.4	3.96 (0.77) 47.8	8.27 (1.00)
	Eastern white cedar	0.41 (0.41) 67.2	0.14 (0.14) 23.0	0.06 (0.06) 9.8	0.61 (0.47)
Total		19.52 (2.25) 53.3	2.44 (1.44) 6.7	14.62 (2.41) 40	36.58 (3.41)

Table 4 : Number of healthy trees of each dominance rank and balsam fir advance regeneration without major injuries sampled in each treatment and retained for the growth response analysis. Mean DBH of trees is presented in parentheses.

Species	Dominance rank	HARP	SC	Control	Natural mortality
White Birch	Dominant	7 (17.3)	10 (21.4)	15 (23.2)	6 (22.9)
	Pole size	18 (13.4)	17 (13.3)	24 (15.5)	11 (13.2)
Trembling Aspen	Dominant	0	19 (27.2)	32 (30.5)	10 (25.9)
	Pole size	-	-	-	-
White Spruce	Dominant	7 (22.4)*		28 (29.0)	6 (29.6)
	Pole size	12 (16.3)*		14 (14.6)	8 (19.95)
Black Spruce	Dominant	24 (19.2)	17 (20.2)	52 (23.2)	17 (20.1)
	Pole size	31 (13.9)	20 (15.2)	54 (14.9)	12 (17.0)
Balsam Fir	Dominant	-	0	18 (20.3)	1(17.2)
	Pole size	46 (11.6)	41 (12.1)	75 (12.0)	43 (12.5)
	> 4m	21	19	38	18
	2-4m	15	17	35	18
	1-2m	20	19	36	18
	<1m	41	37	76	35

*White spruce from both partial cut treatments were pooled together due to the low number remaining in partial cuts

Table 5 : P values of the effects of treatment and dominance rank (or height class), the interaction between these effects and the random effect of the ANOVA models for each year relative to disturbance of each tree species and for balsam fir advance regeneration (sapling and regeneration).

Species	Effects	Years relative to disturbance					
		-2	-1	1	2	3	4
White birch	Treatment	0.64	0.96	0.11	< 0.01	0.045	0.02
	Dominance rank	0.48	0.28	0.21	0.42	0.48	0.76
	T x D ¹	0.99	0.83	0.10	0.07	0.27	0.07
	Random effect ²	0.95	0.52	< 0.01	0.09	0.04	0.31
Trembling aspen	Treatment	0.21	0.84	0.18	< 0.01	< 0.01	0.41
	Random effect	0.32	0.14	0.05	0.26	0.45	0.06
White spruce	Treatment	0.14	0.61	0.14	0.02	0.04	< 0.01
	Dominance rank	0.38	0.41	0.28	0.60	< 0.01	0.14
	T x D	0.51	0.48	0.03	0.02	0.50	0.12
	Random effect	0.52	0.77	0.06	0.02	< 0.01	< 0.01
Black spruce	Treatment	0.83	0.95	0.34	0.39	0.045	0.22
	Dominance rank	0.12	< 0.01	0.42	0.59	0.57	0.55
	T x D	0.61	0.11	< 0.01	0.03	0.09	0.64
	Random effect	0.33	< 0.01	0.58	0.20	0.10	0.13
Balsam Fir trees	Treatment	0.65	0.71	0.10	< 0.01	< 0.0001	< 0.0001
	Random effect	0.01	0.13	0.35	0.05	< 0.0001	< 0.01
Balsam fir advance regeneration	Treatment	0.90	0.29	0.01	0.01	< 0.01	< 0.01
	Height class	0.55	0.70	0.14	0.02	< .0001	< .0001
	Interaction ¹	0.68	0.99	0.75	0.28	0.10	0.02
	Random effect ²	0.31	0.05	< .0001	< .0001	< .0001	< .0001

¹ Interaction between the effect of treatment the dominance rank (or Height class for balsam fir advance reg.

² Transect nested within treatment

CONCLUSION GÉNÉRALE

En s'inspirant de la dynamique naturelle des forêts, l'aménagement écosystémique vise à réduire les écarts entre les attributs des forêts naturelles et aménagées. Par ailleurs, l'approche englobe des mesures autant pour planifier l'aménagement aux échelles du paysage et régionale que pour adapter les pratiques sylvicoles à l'échelle du peuplement. Cette étude a démontré que les coupes partielles peuvent être utilisées dans le but de reproduire ou de se rapprocher de la composition et de la diversité structurelle des peuplements retrouvée suite aux perturbations secondaires en forêt boréale mélangée. Par exemple, les coupes partielles peuvent être utilisées dans le but de maintenir des forêts mixtes en stade intermédiaire de succession sur une certaine proportion du paysage. De plus, comme les peuplements affectés par les perturbations secondaires naturelles, les coupes partielles étudiées maintiennent des legs biologiques tels qu'une quantité importante d'arbres vivants, des arbres morts debout et du bois mort au sol, toutes des composantes qui contribuent au maintien de la diversité structurelle, une caractéristique importante des forêts en stades de succession avancés (Franklin et al. 2002). Ces attributs structuraux jouent un rôle important pour le maintien de la biodiversité et pour la conservation d'habitat faunique de qualité (Spies 1998; Martin et al. 2004; Pearce et Venier 2005).

Effet des différentes perturbations sur la régénération

Dans tous les sites échantillonnés (autant les peupleraies que les peuplements matures mixtes), il y avait de la régénération avancée d'espèces tolérantes à l'ombre établie avant les différentes perturbations. Toutes les perturbations partielles étudiées autant anthropiques que naturelles ont favorisé le maintien de cette régénération préétablie ainsi que l'augmentation rapide de sa croissance. Comme cette régénération préétablie joue un rôle important dans les processus successionnels suite aux différentes perturbations, les conclusions tirées par cette étude ne s'appliquent qu'aux peuplements ayant une strate de régénération préétablie en sous-étage.

Autant dans les peupleraies que dans les peuplements mixtes, le peuplier faux-tremble se régénérât bien suite aux coupes partielles tandis que suivant des épidémies de livrée des forêts (LF), le peuplier était présent en densité plus faible. Toutefois, suite aux épidémies de LF dans les peupleraies, plusieurs peupliers en régénération ont été observés. L'augmentation rapide de lumière et la perte de dominance apicale engendrée par la récolte de peuplier faux-tremble sont des conditions favorisant le drageonnement du peuplier (Frey et al. 2003; Brais et al. 2004b), ce qui peuvent expliquer l'abondance des peupliers suite aux coupes partielles. Le dépérissement graduel des peupliers suite aux épidémies de la livrée peut, au contraire, maintenir la dominance apicale plus longtemps, réduire les réserves d'énergie en plus de limiter l'augmentation de lumière, tous des facteurs limitant le drageonnement du peuplier faux-tremble (Frey et al. 2003; Frey et al. 2004).

Direction successionnelle suite aux différentes perturbations

Suite aux résultats et observations de cette étude, un schéma conceptuel illustrant les effets que peuvent avoir les différentes perturbations naturelles et anthropiques sur les peuplements en forêt boréale a été développé (Figure 1).

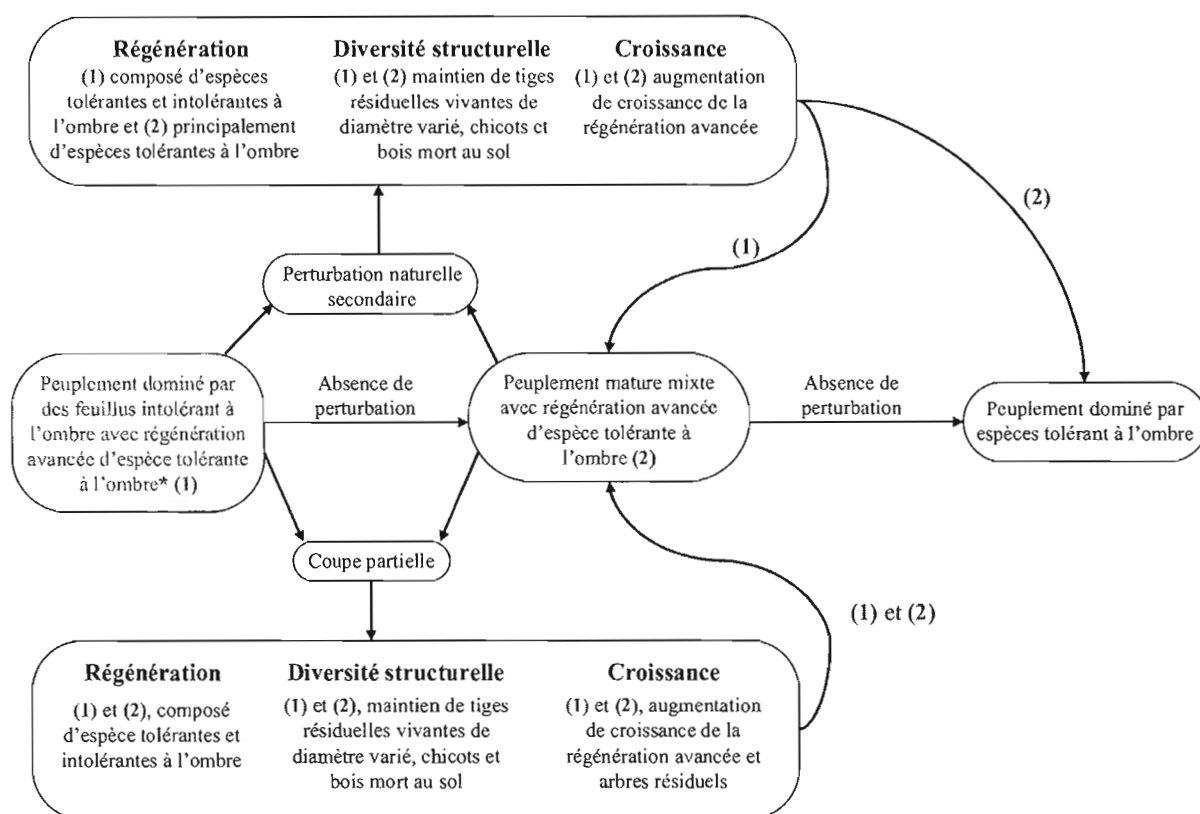


Figure 1 : Schéma conceptuel de l'effet des perturbations partielles (naturelle et anthropique) en forêt boréale selon les observations dans les peuplements d'Abitibi (1) et selon les résultats de cette étude dans les peuplements mixtes du Témiscamingue (2).

* Un retour à un peuplement dominé par les feuillus intolérants est possible suite à une coupe totale ou un feu de forêt.

Suites aux coupes partielles dans les peuplements mixtes, la régénération est composée d'espèces tolérantes à l'ombre préétablies (principalement dans les bandes résiduelles), d'espèces modérément tolérantes et d'espèces intolérantes à l'ombre établis depuis les coupes (notamment dans ou à proximité des sentiers de débardage), suggérant un retour à une composition mixte. Par contre, suites aux perturbations secondaires (chablis et livrée des forêts) dans les peuplements mixtes, la régénération est composée principalement d'espèces tolérantes à l'ombre (non hôtes) indiquant une transition vers des peuplements à dominance d'espèces résineuses tolérantes. Donc, dans les peuplements matures mixtes étudiés, les coupes partielles appliquées ne semblent pas accélérer ou avancer la succession des peuplements autant que les perturbations secondaires naturelles (Figure 1). Malgré cela, elles s'en rapprochent davantage que les coupes totales ou les coupes avec protection de la régénération et des sols traditionnelles qui elles tendent à favoriser un retour à un peuplement à dominance de feuillus intolérants; alors dans ce sens, les coupes partielles permettent de réduire les écarts entre les peuplements aménagées et certains peuplements mixtes naturels ayant des compositions et structures complexes (Franklin et al. 2002). De plus, Kneeshaw et Bergeron (1998) et Belle-Isle et Kneeshaw (2007) ont observé un retour à une composition mélangée suite à des perturbations secondaires de la tordeuse de bourgeons de l'épinette dans des peuplements mixtes, suggérant que les coupes partielles pourraient reproduire les effets de certaines perturbations secondaires. Dans les peupleraies, autant les coupes partielles que les perturbations secondaires naturelles semblent favoriser une transition vers des peuplements mixtes grâce au maintien de la régénération avancée et des arbres résiduels d'espèces tolérantes à l'ombre présent en sous-étage avant les perturbations (Voir Bourgeois et al. (2004), Brais et al. (2004b) et Harvey et Brais (2007) concernant les coupes partielles dans les peupleraies de l'Abitibi.). Il sera toutefois important d'évaluer l'influence des espèces arbustives envahissantes qui pourraient ralentir la transition vers les peuplements mixtes en limitant la croissance de la régénération avancée ainsi que l'établissement de nouveaux semis (Kneeshaw et Prévost 2007).

Implications pour l'aménagement forestier

Outre tous les avantages liés au maintien de la biodiversité, les coupes partielles de cette étude ont limité l'envahissement par les espèces arbustives et elles ont induites des augmentations rapides de croissance radiale chez les arbres résiduels et la régénération. Ces augmentations de rendement ligneux pourraient compenser (en partie) les coûts de prélèvement plus élevés associés aux coupes partielles. Des différences d'augmentation de croissance entre les espèces pourraient influencer le choix des espèces à laisser sur pied suite aux coupes. La faible longévité du sapin baumier et sa grande susceptibilité au chablis et à la tordeuse des bourgeons de l'épinette expliquent pourquoi toutes les tiges de sapin ≥ 10 cm DBH ont été récoltées dans les coupes partielles. La faible réponse de croissance de l'épinette noire et sa susceptibilité au chablis font de cette espèce un candidat peu favorable pour être laissé suite aux coupes partielles dans les conditions de la présente étude contrairement à l'épinette blanche qui est plus longévive et a manifesté des augmentations rapides de croissance suite aux coupes partielles. Le maintien d'épinette blanche sur pied, même en faible quantité, peut également contribuer au recrutement de semis de cette espèce très prisée par l'industrie forestière (Stewart et al. 2000). Par contre, le recrutement de semis d'épinette blanche nécessite l'exposition du sol minérale par une préparation de terrain (Stewart et al. 2000; Prévost et Pothier 2003) et l'importance d'une pluie de graine importante lors d'une année semencière.

En plus du choix des espèces laissées sur pied suite aux coupes partielles, leur disposition dans le paysage aura également une influence sur la mortalité par chablis suite à la coupe partielle. Par exemple, certaines coupes partielles avec des coupes totales avoisinantes ou ayant des sentiers de débardage très large en bordure de route ont subi des niveaux de mortalité très élevés dûs au chablis ce qui avait également été observé par Ruel et al. (2003). De plus, les coupes partielles ne sont pas adaptées à

toutes les forêts. Un des défis importants pour l'aménagement d'un territoire est alors d'effectuer le bon traitement sylvicole dans le peuplement approprié. Ainsi, les coupes partielles (avec un prélèvement élevé) devraient être évitées dans des peuplements où la régénération préétablie est en trop faible densité ou inexistante si l'objectif est de favoriser le retour d'une forêt mixte. Elles devraient également être évitées dans des peuplements plus susceptibles au chablis (Fenton et al. 2008). Finalement, en prévoyant la récolte des coupes partielles dans des peuplements récemment affectés par des perturbations secondaires, il serait également possible d'anticiper la mortalité de certains individus et ainsi réduire les pertes de bois. De plus, cela permettrait également de favoriser une reprise plus rapide et même une augmentation de la croissance chez les arbres survivants.

Cette étude a donc démontré que les coupes partielles peuvent répondre à plusieurs objectifs d'aménagement autant au niveau du maintien d'une structure complexe de peuplement, ce qui est important pour la biodiversité et l'aspect esthétique de la récolte forestière, qu'au niveau de la production ligneuse. Donc dans les peuplements mixtes, les coupes partielles devraient être considérées comme une alternative intéressante aux coupes totales ou aux CPRS traditionnelles sur une portion du territoire. Par contre, des suivis à long terme et d'autres aspects restent à être évalués dans le but de continuellement améliorer nos méthodes d'aménagement.

Études à long terme et autres aspects à évaluer

Une étude par Macdonald et al. (2004) et Man et al. (2008) sur les coupes partielles dans le nord-est de l'Ontario, a démontré que les tendances de composition initiales 5 ans après des coupe ne se maintiennent pas nécessairement 11 ans après coupe. Un suivi à long terme des coupes partielles et des sites affectés par des perturbations

secondaires permettrait d'évaluer si les différences initiales se maintiennent, s'il y a une convergence ou même une divergence entre les coupes partielles et les perturbations secondaires naturelles dans le temps. De plus, il serait important d'évaluer la réponse de croissance des arbres et de la régénération à long terme pour être en mesure de mieux évaluer l'importance des rendements ligneux générés par les coupes partielles. Par exemple, après combien de temps la croissance se stabilise-t-elle et pendant combien de temps les augmentations de croissance seront-elles maintenues? Toutes ces informations pourraient contribuer à améliorer la prédiction des rendements ligneux suite à ces traitements sylvicoles (Thorpe et al. 2007). Finalement, il serait intéressant d'évaluer si le maintien des attributs structuraux et des legs biologiques restant aux coupes partielles permet effectivement de maintenir un habitat favorable pour la faune ou si d'autres facteurs influencent la qualité d'habitat des forêts issues de coupes partielles.

APPENDICE A

COMPARAISON ENTRE LES COUPES PARTIELLES ET LES ÉPIDÉMIES DE LIVRÉE DES FORÊTS DANS LES PEUPLERAIS D'ABITIBI

Plusieurs études proposent que les coupes partielles soient analogues aux processus de succession en augmentant la proportion d'espèces tolérantes dans les peuplements et en diversifiant la structure forestière (Bergeron et Harvey 1997; Bergeron et al. 1999; Harvey et al. 2002). En Abitibi, dans le nord-ouest du Québec, une série de dispositifs expérimentaux de coupes partielles a été mise sur pied dans la Forêt d'enseignement et de recherche du Lac Duparquet (FERLD) pour évaluer le modèle conceptuel original de l'aménagement écosystémique de Bergeron et Harvey (1997). Dans un des volets de ce dispositif, SAFE 1 (Brais et al. 2004), deux intensités de coupe partielles ont été comparées à des coupes totales et des peuplements témoins. Les deux coupes partielles récoltaient environ 1/3 de la surface terrière en sélectionnant les tiges plus petites et moins vigoureuses et 2/3 de la surface terrière en sélectionnant les plus grosses tiges (Harvey et Brais 2007). Ces deux types de coupe représentent respectivement la phase d'exclusion (où les tiges intermédiaires et supprimées meurent dues à la compétition pour les ressources) et la phase de transition (où les arbres pionniers du peuplement meurent laissant place aux essences tolérantes à l'ombre) décrites en détail par Chen et Popadiouk (2002).

Dans le cadre de mon projet, j'ai comparé ces coupes partielles avec des peuplements affectés par la dernière épidémie de la livrée des forêts en 2002-2003. J'ai donc échantillonné les 2 types de coupes partielles et les sites témoins de SAFE 1 en plus de trois peuplements comparables qui ont subi une mortalité partielle suite à la

dernière épidémie de LF. J'ai utilisé les inventaires des insectes défoliateurs du ministère des Ressources naturelles et les cartes écoforestières de la région entourant la FERLD pour localiser des sites de composition, d'âge et de densité comparables aux sites de SAFE 1 en plus d'avoir des dépôts de surface similaire. Le même protocole d'échantillonnage que celui présenté dans l'article de ce mémoire a été utilisé.

Jusqu'à maintenant tous les sites ont été échantillonnés et les données de composition comptabilisées dans ma base de données. Dans ce secteur de l'Abitibi j'ai carotté 648 arbres, pris des galettes de 450 tiges de régénération avancée de sapin baumier et récolté des galettes de 160 arbres morts. Une grande partie du travail de préparation et de mesure des échantillons dendrochronologiques a déjà été effectuée. Outre les galettes d'arbres morts, le sablage de tous les échantillons est terminé. De plus, plus de la moitié des carottes d'arbres et la majorité des galettes de régénération et de gaules ont également été mesurées. Il me reste à finir les mesures dendrochronologiques, effectuer l'interdatation des arbres morts et ensuite faire les analyses statistiques similaires à l'article présenté dans ce mémoire autant pour la composition et la réponse de croissance. Ce projet me permettra d'écrire un autre article en collaboration avec mon directeur et co-directeur actuels suite à ma maîtrise.

APPENDICE B

GRAPHIQUES SUPPLÉMENTAIRES

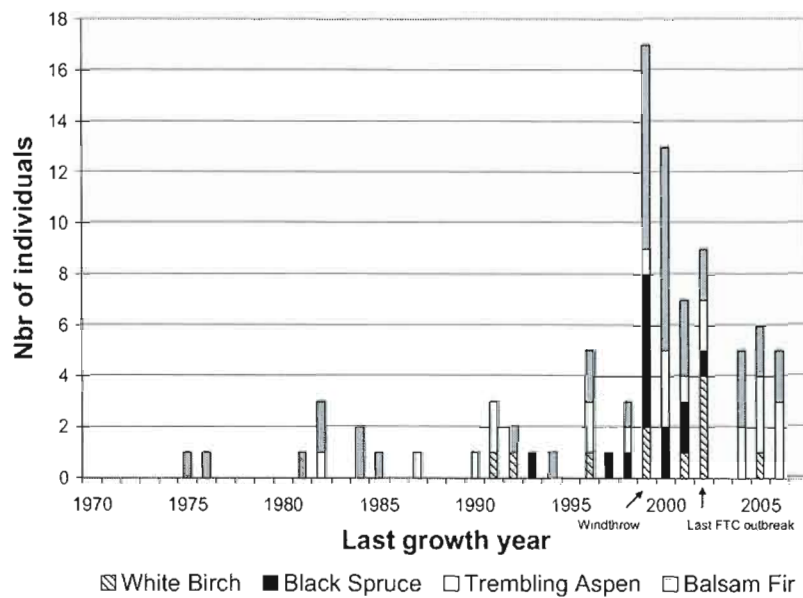


Figure B1: Last year of growth for all dead trees sampled in stands affected only by natural mortality.

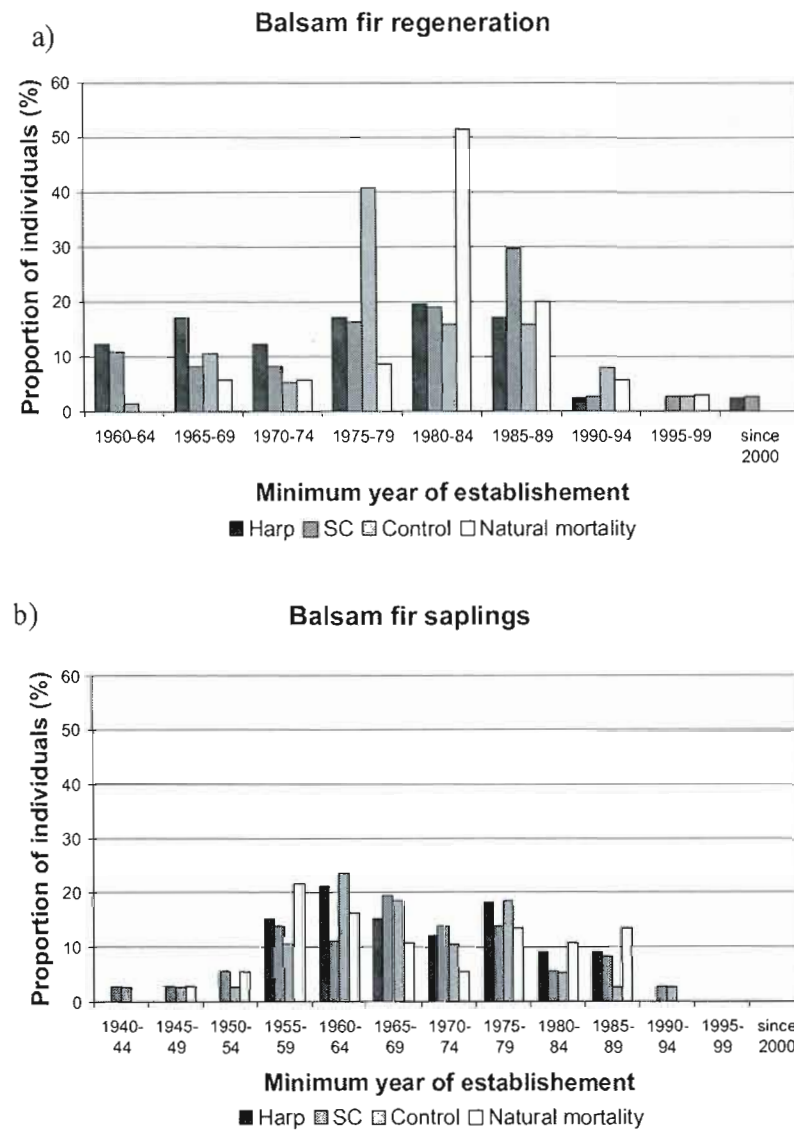
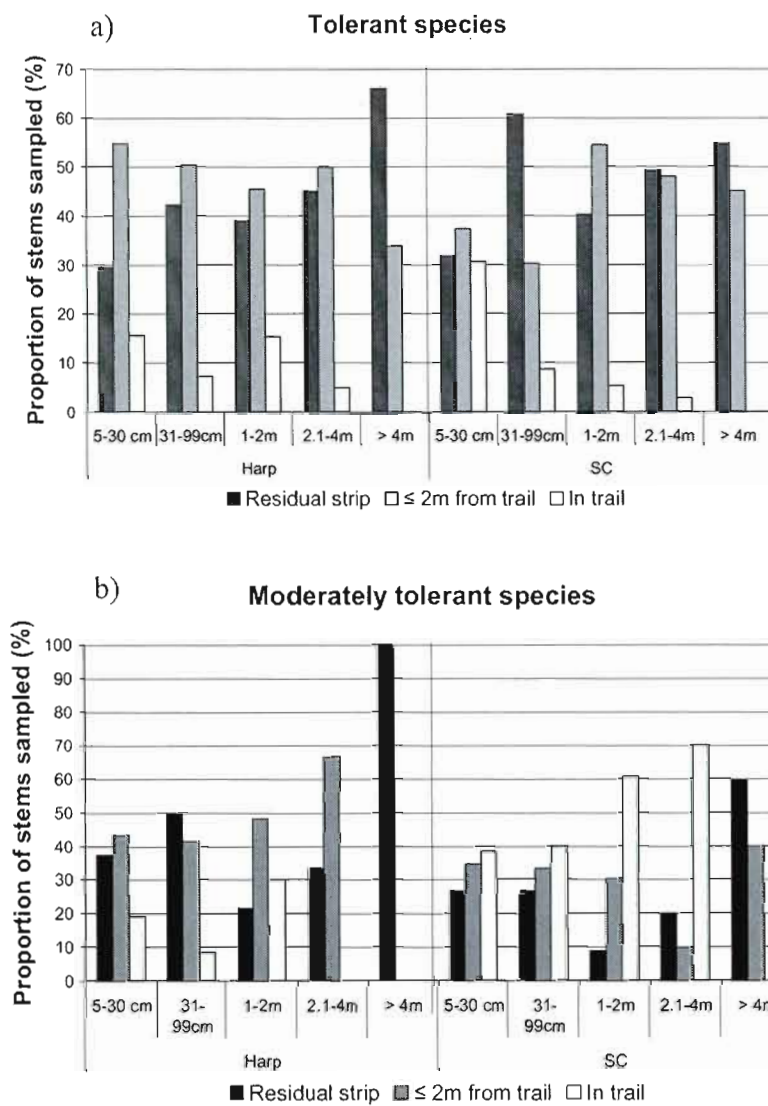


Figure B2 : Proportion of balsam fir a) regeneration 31-99cm tall and b) sapling (> 1m tall) stem disks sampled in each treatment established during 5-year intervals. Minimum years of establishment were determined from ring counts on disks taken at ground level.



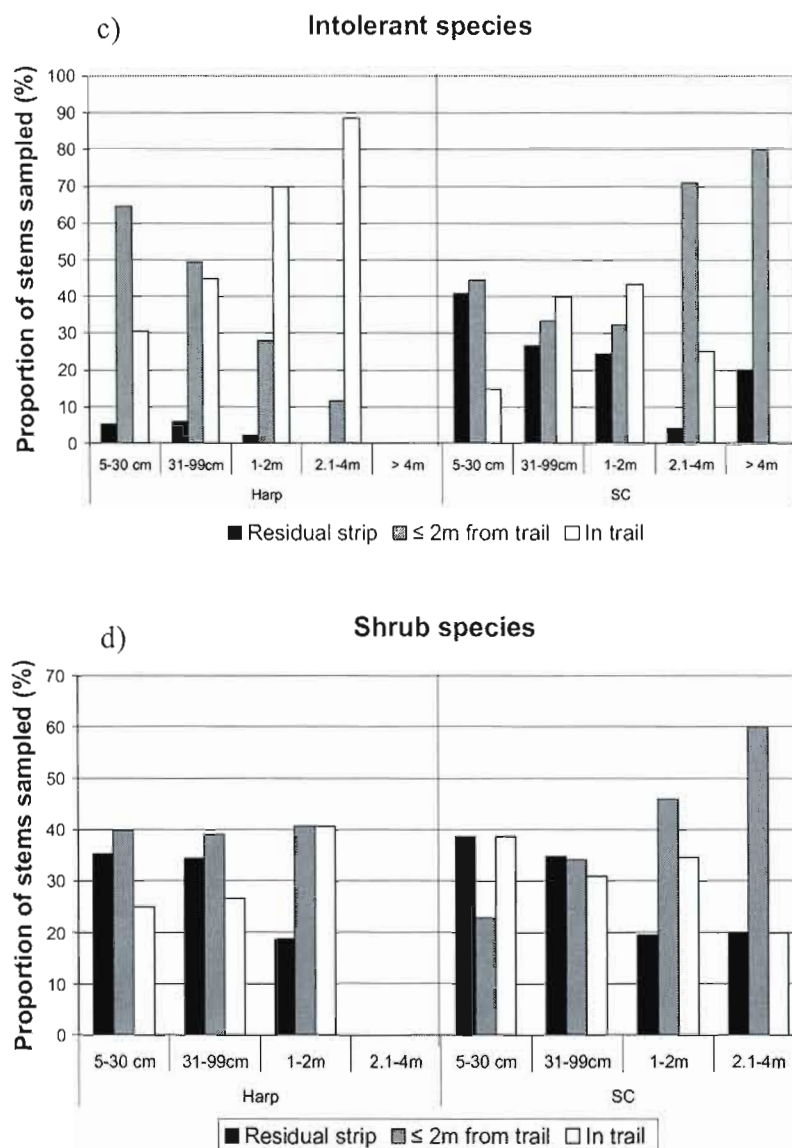


Figure B3 : Proportion of stems sampled in different positions relative to trail (residual strip, ≤ 2 m from the trail and in the trail) four years after partial cutting for each height class (5-30cm and 31-99cm regeneration; 1-2m, 2.1-4m and > 4m saplings) by shade tolerance group of tree species a) tolerant b) moderately tolerant c) intolerant and d) for shrub species.

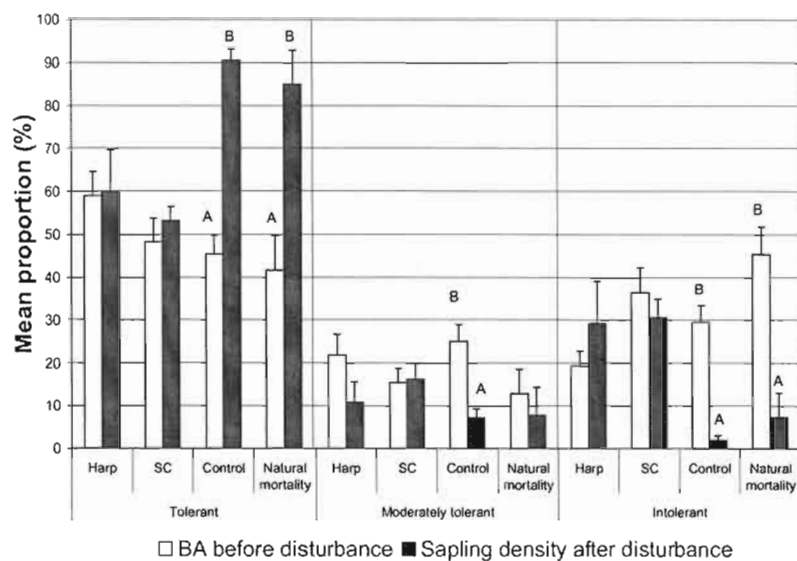


Figure B4: Mean proportion of basal area (BA) before disturbance and mean proportion of sapling density after disturbance by shade tolerance group: a) tolerant species b) moderately tolerant species and c) intolerant species. For each treatment significant differences (using t-tests) between measurements taken before and after disturbances are presented by different letters. Error bars represent standard error.

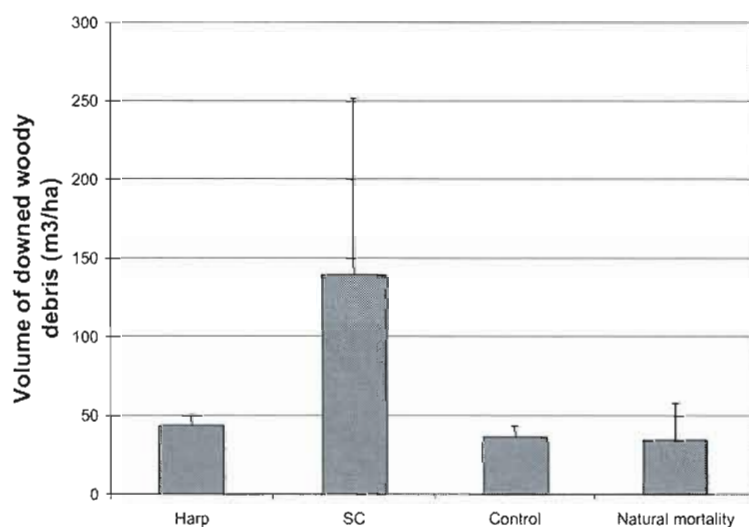
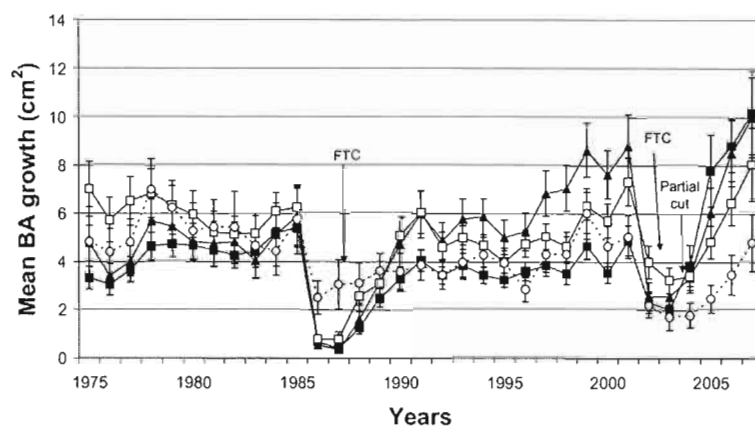
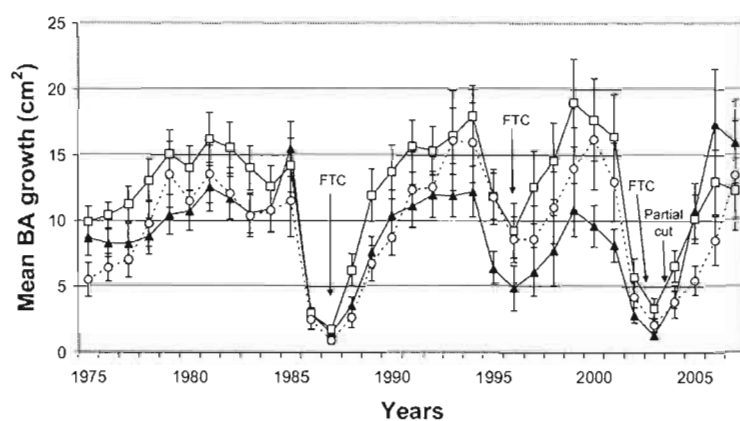


Figure B5: Mean volume (m3/ha) of highly decomposed downed woody debris (classe 4-5 according to Daniel et al. 1997) for the different treatments. Bars represent standard error.

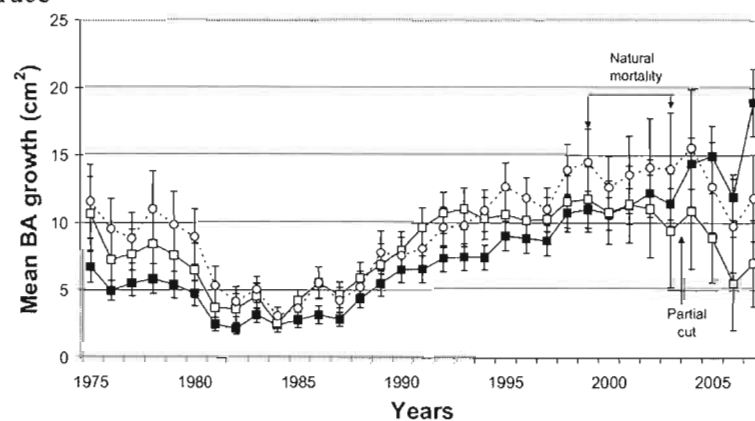
a) White birch



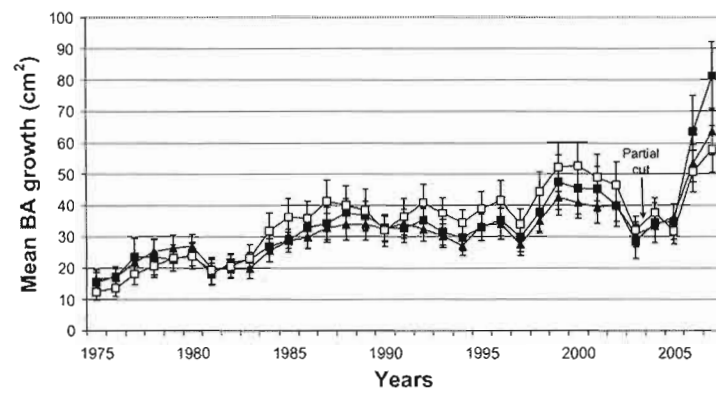
b) Trembling aspen



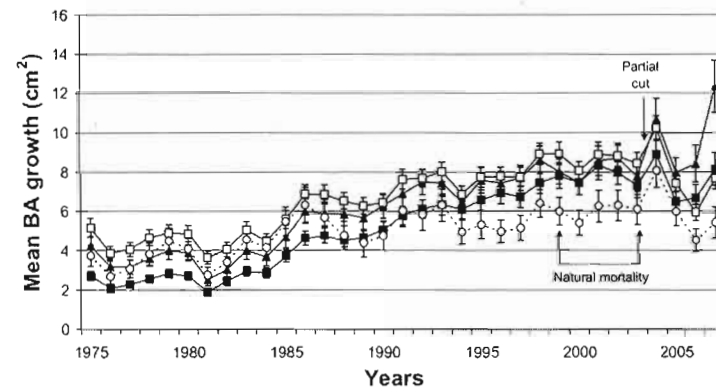
c) White spruce



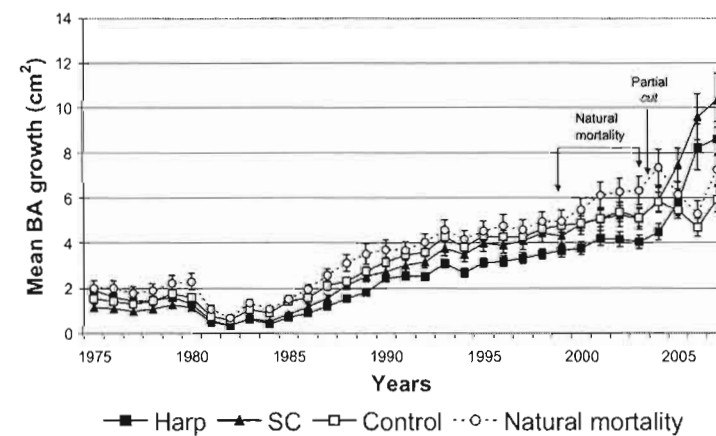
d) White pine



e) Black spruce



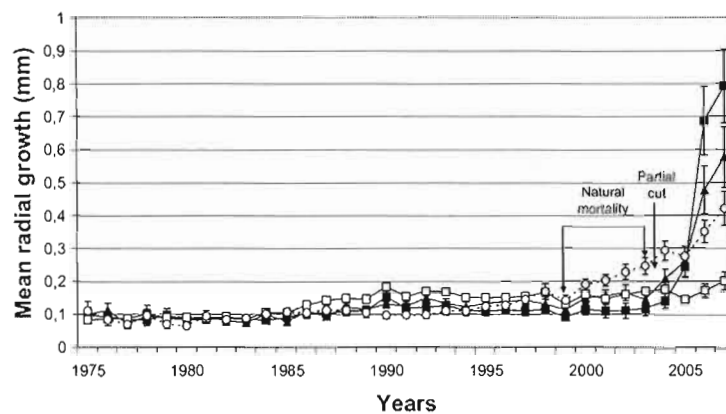
f) Balsam fir



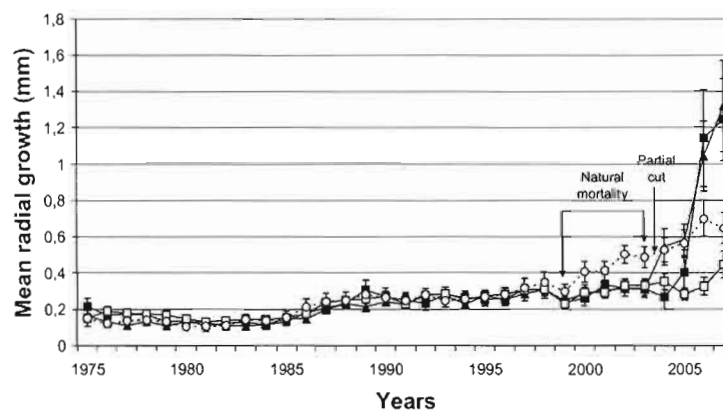
—■ Harp —▲ SC —□ Control ···○··· Natural mortality

Figure B6: Mean basal area (BA) growth from 1975 to 2007 for each treatment and each conifer species a) white birch, b) trembling aspen, c) white spruce d) white pine, e) black spruce and f) balsam fir. Bars represent standard error.

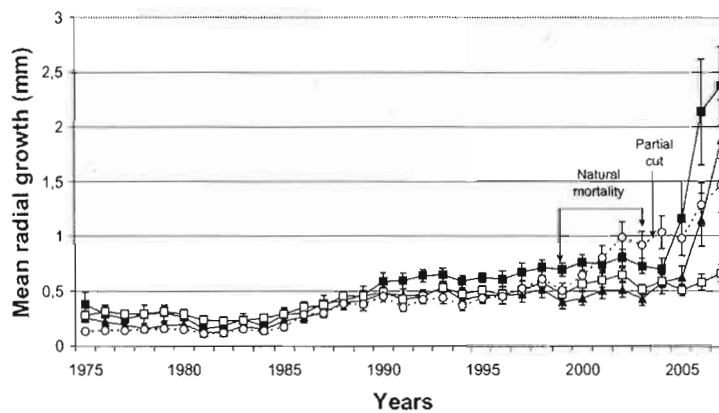
a) Balsam fir 31-99cm tall



b) Balsam fir 1-2m tall



c) Balsam fir 2-4m tall



d) Balsam fir >4m tall

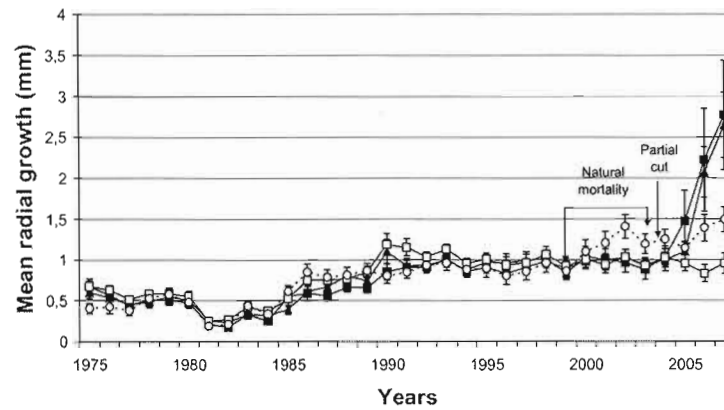


Figure B7: Mean radial growth from 1975 to 2007 for each treatment of advance balsam fir regeneration of each height class a) 31-99cm, b) 1-2m, c) 2-4m and d) >4m tall. Y axis do not always have the same values in order to better fit the data. Bars represent standard error.

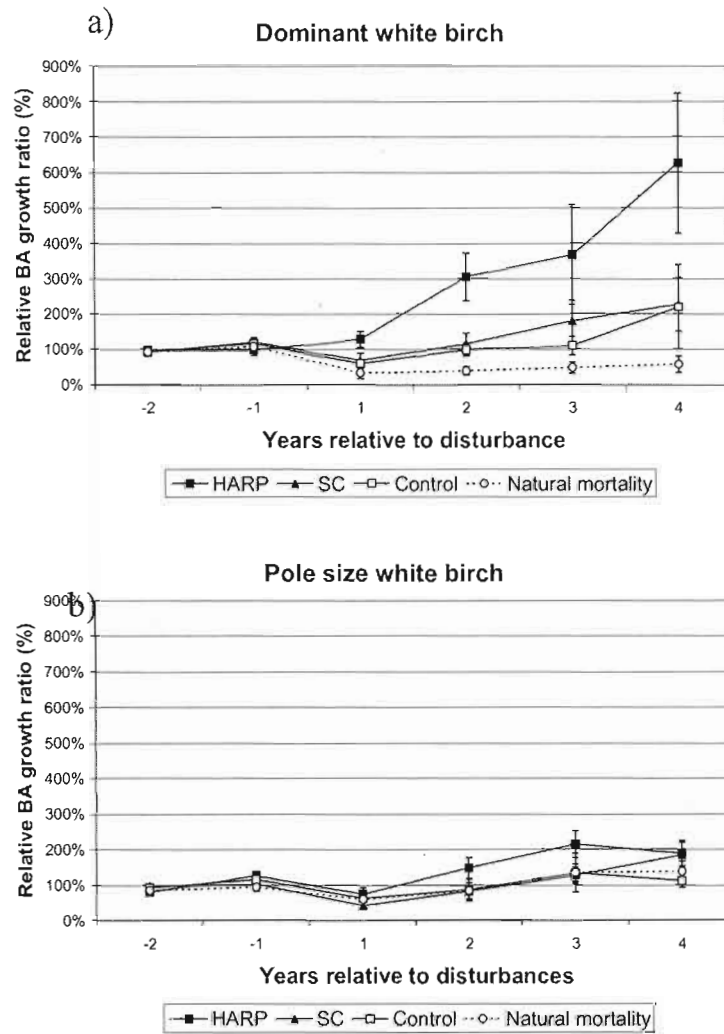


Figure B8: Relative basal area growth of a) dominant and b) pole size white birch of each treatment. Bar represent standard error.

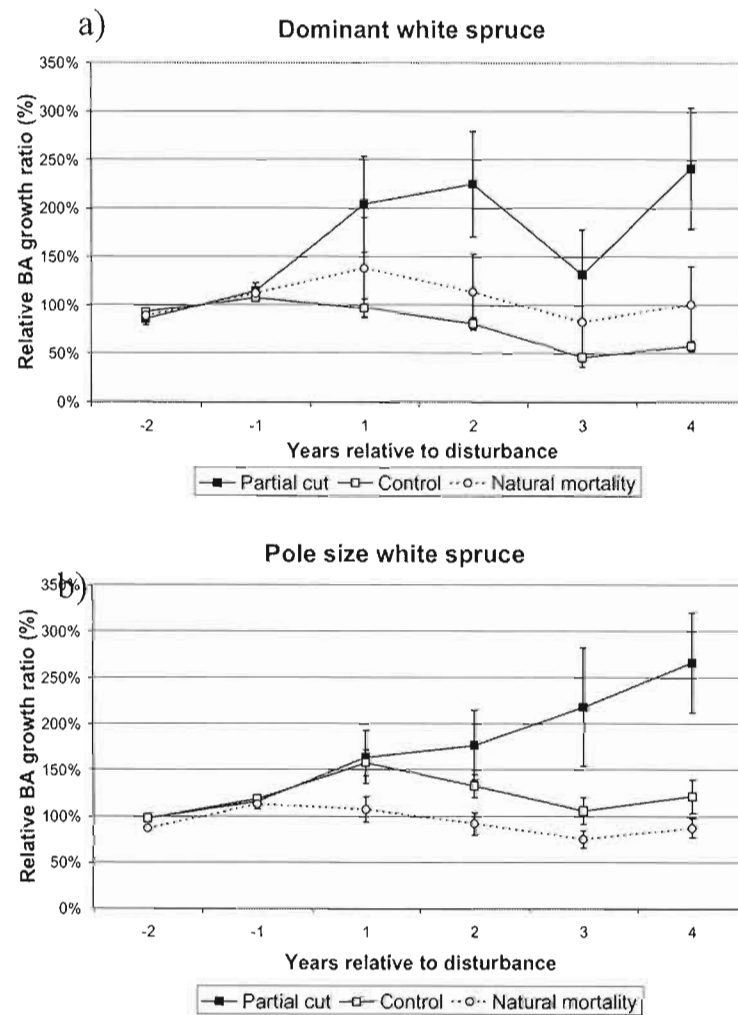


Figure B9: Relative basal area growth of a) dominant and b) pole size white spruce of each treatment. Bar represent standard error.

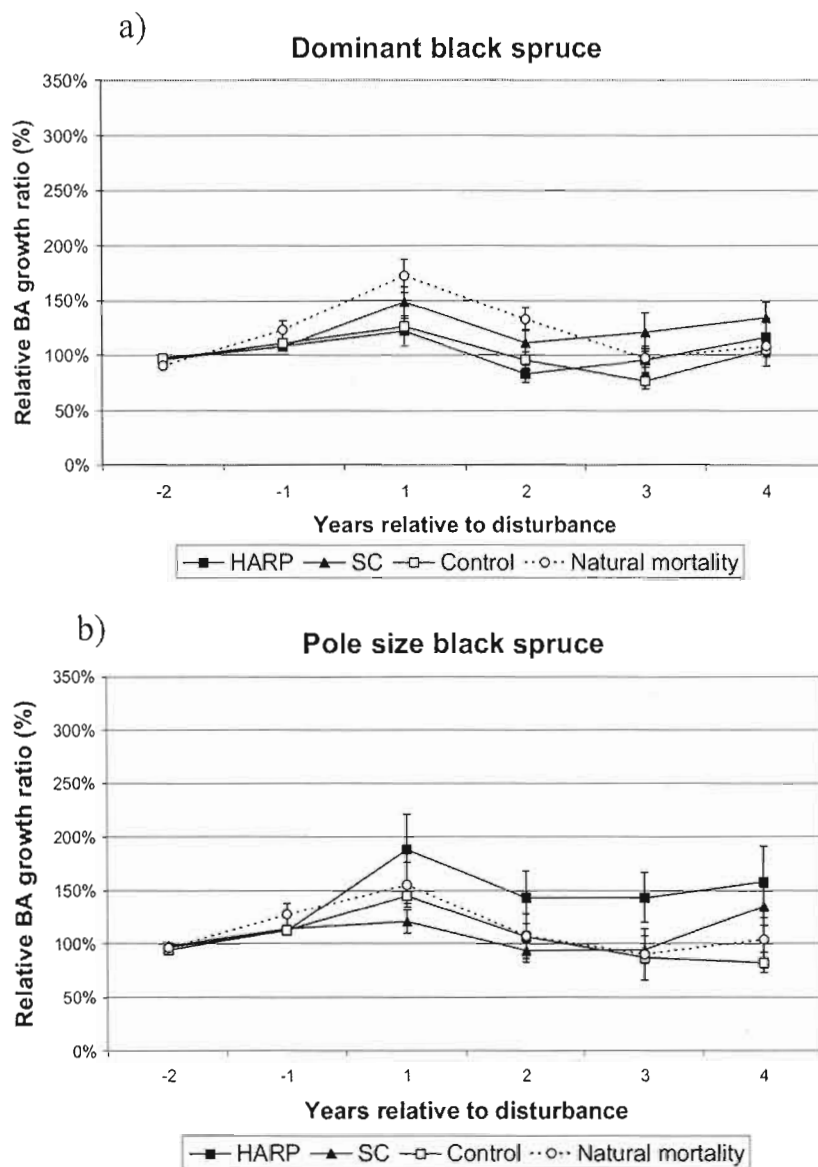


Figure B10: Relative basal area growth of a) dominant and b) pole size black spruce of each treatment. Bar represent standard error.

Table B1: Number of white birch and trembling aspen saplings established for each year since 2000 in treatments based on aging of stem disks collected at ground level. Total number of sapling stem disks sampled per treatment is in parentheses.

		Before 2000	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007
White Birch	HARP (23)	0	0	0	0	0	3	20	0	0
	SC (14)	0	0	0	0	0	6	7	1	0
	Natural mortality (3)	2	0	0	0	1	0	0	0	0
Trembling Aspen	HARP (28)	0	0	0	0	0	24	4	0	0
	SC (18)	0	0	0	0	0	13	5	0	0
	Natural mortality (4)	0	1	3	0	0	0	0	0	0

RÉFÉRENCES

- Adamowicz, W.L., and P.J. Burton. 2003. Sustainability and sustainable forest management. *In* Towards sustainable management of the boreal forest. *Edited by* P.J. Burton, C. Messier, D.W. Smith, and W.L. Adamowicz. NRC Research Press, Ottawa. pp. 41-64.
- Anderson, L., C.E. Carlson, and R.H. Wakimoto. 1987. Forest fire frequency and western spruce budworm outbreaks in western Montana. *Forest Ecology and Management* **22**(3-4): 251-260.
- Angelstam, P.K. 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes *Journal of Vegetation Science* **9**: 593-602.
- Arévalo, J.R., J.K. DeCoster, S.D. McAlister, and M.W. Palmer. 2000. Changes in two Minnesota forests during 14 years following catastrophic windthrow. *Journal of Vegetation Science* **11**: 833-840.
- Attiwill, P.M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* **63**: 247-300.
- Baker, W.L., P.H. Flaherty, J.D. Lindemann, T.T. Veblen, K.S. Eisenhart, and D.W. Kulakowski. 2002. Effect of vegetation on the impact of a severe blowdown in the southern Rocky Mountains, USA. *Forest Ecology and Management* **168**: 63-75.
- Barthemucci, P., K.D. Coates, K.A. Harper, and E.F. Wright. 2002. Gap disturbances in northern old-growth forests of British Columbia, Canada. *Journal of Vegetation Science* **13**: 685-696.
- Baskerville, G.L. 1960. Mortality in immature fir following severe budworm defoliation. *Forestry chronicle* **36**: 342-345.
- Baskerville, G.L. 1975. Spruce budworm : Super Silviculturist. *Forestry Chronicle* **51**: 138-140.
- Batzer, H.O. 1973. Net effect of spruce budworm defoliation on mortality and growth of balsam fir. *Journal of Forestry* **71**: 34-37.
- Batzer, H.O., and M.P. Popp. 1985. Forest succession following a spruce budworm outbreak in Minnesota. *Forestry Chronicle* **61**(2): 75-80.
- Beatty, S.W. 1980. The role of treefalls and forest microtopography in pattern formation in understory communities. Dissertation. Cornell University, Ithaca, New York, USA.
- Bebber, D.P., S.C. Thomas, W.G. Cole, and D. Balsillie. 2004. Diameter increment in mature eastern white pine *Pinus strobus* L. following partial harvest of old-growth stands in Ontario, Canada. *Trees* **18**: 29-34.
- Beese, W.J., and A.A. Bryant. 1999. Effect of alternative silvicultural systems on vegetation and bird communities in coastal montane forests of British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management* **115**: 231-242.

- Beese, W.J., B.G. Dunsworth, K. Zielke, and B. Bancroft. 2003. Maintaining attributes of old-growth forests in coastal B.C. through variable retention. *Forestry Chronicle* **79**(3): 570.
- Belle-Isle, J., and D. Kneeshaw. 2007. A stand and landscape comparison of the effects of a spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) outbreak to the combined effects of harvesting and thinning on forest structure. *Forest Ecology & Management* **246**: 163-174.
- Belyea, R.M. 1952. Death and deterioration of balsam fir weakened by spruce budworm defoliation in Ontario. *Journal of Forestry* **50**: 729-738.
- Bergeron, Y. 2000. Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* **81**(6): 1500-1516.
- Bergeron, Y. 2004. Is regulated even-aged management the right strategy for the Canadian boreal forest? *Forestry Chronicle* **80**(4): 458-462.
- Bergeron, Y., and S. Archambault. 1993. Decreasing frequency of forest fires in the southern boreal zone of Québec and its relation to global warming since the end of the 'Little Ice Age'. *The Holocene* **3**(3): 255-259.
- Bergeron, Y., D. Cyr, R. Drever, M. Flannigan, S. Gauthier, D. Kneeshaw, E. Lauzon, A. Leduc, H. Le Goff, D. Lesieur, and K. Logan. 2006. Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age class structure and natural disturbance-based management. *Canadian Journal of Forest Research* **36**: 2737-2744.
- Bergeron, Y., B. Denneler, D. Charron, and M.-P. Girardin. 2002. Using dendrochronology to reconstruct disturbance and forest dynamics around Lake Duparquet, northwestern Quebec. *Dendrochronologia* **20**(1-2): 175-189.
- Bergeron, Y., M. Flannigan, S. Gauthier, A. Leduc, and P. Lefort. 2004. Past, Current and Future Fire Frequency in the Canadian Boreal Forest: Implications for Sustainable Forest Management. *AMBIO - A Journal of the Human Environment* **33**(6): 356-360.
- Bergeron, Y., S. Gauthier, V. Kafka, P. Lefort, and D. Lesieur. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 384-391.
- Bergeron, Y., and B.D. Harvey. 1997. Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *Forest Ecology and Management* **92**(1-3): 235-242.
- Bergeron, Y., B.D. Harvey, A. Leduc, and S. Gauthier. 1999. Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: Stand- and forest-level considerations. *Forestry Chronicle* **75**(1): 49-54.
- Bergeron, Y., A. Leduc, H. Morin, and C. Joyal. 1995. Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **25**: 1375-1384.
- Bevilacqua, E., D. Puttock, T.J. Blake, and D. Burgess. 2005. Long-term differential stem growth responses in mature eastern white pine following release from competition. *Canadian Journal of Forest Research* **35**: 511-520.

Blais, J.R. 1954. The recurrence of spruce budworm infestations in the past century in the lac Seul area of northwestern Ontario. *Ecology* **35**(1): 62-71.

Blais, J.R. 1958a. Effects of defoliation by spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) on radial growth at breast height of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill) and white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss.). *Forestry Chronicle* **34**(1): 39-47.

Blais, J.R. 1958b. The vulnerability of balsam fir to spruce budworm attack in northwestern Ontario, with special reference to the physiological age of the tree. *Forestry Chronicle* **34**(4): 405-422.

Blais, J.R. 1983. Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* **13**: 539-547.

Blais, J.R., R.M. Prentice, W.L. Sippell, and D.R. Wallace. 1955. Effects of weather on the forest tent caterpillar *Malacosoma disstria* Hbn, in central Canada in the spring of 1953. *Canadian Entomologist* **87**: 1-8.

Bouchard, M., D. Kneeshaw, and Y. Bergeron. 2005. Mortality and stand renewal patterns following the last spruce budworm outbreak in mixed forests of western Quebec. *Forest ecology and management* **204**: 297-313.

Bouchard, M., D. Kneeshaw, and Y. Bergeron. 2006. Forest dynamics after successive spruce budworm outbreaks in mixedwoods forests. *Ecology* **87**(9): 2319-2329.

Boudreault, C., Y. Bergeron, S. Gauthier, and P. Drapeau. 2002. Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Canadian Journal of Forest Research* **32**: 1080-1093.

Boudreault, C., S. Gauthier, and Y. Bergeron. 2000. Epiphytic lichens and bryophytes on *Populus tremuloides* along a chronosequence in the southwestern boreal forest of Québec, Canada. *The Bryologist* **103**(4): 725-738.

Boulanger, Y., and D. Arseneault. 2004. Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. *Canadian Journal of Forest Research* **34**: 1035-1043.

Bourgeois, L., C. Messier, and S. Brais. 2004. Mountain maple and balsam fir early response to partial and clear-cut harvesting under aspen stands of northern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **34**: 2049-2059.

Bowman, J.C., D. Sleep, G.J. Forbes, and M. Edwards. 2000. The association of small mammals with coarse woody debris at log and stand scales. *Forest Ecology & Management* **129**(1-3): 119.

Brais, S., B.D. Harvey, and Y. Bergeron. 2004a. Élaboration d'une approche sylvicole écosystémique pour la forêt boréale mixte. Unité de recherche et de développement forestiers de l'Abitibi-Témiscamingue, UQAT, Chaire industrielle CRSNG - UQAT - UQAM en aménagement forestier durable.

Brais, S., B.D. Harvey, Y. Bergeron, C. Messier, D. Greene, A. Belleau, and D. Paré. 2004b. Testing forest ecosystem management in boreal mixedwoods of northwestern Quebec: initial response of aspen stands to different levels of harvesting. *Canadian Journal of Forest Research* **34**: 431-446.

- Brassard, B.W., and H.Y.H. Chen. 2006. Stand Structural Dynamics of North American Boreal Forests. *Critical Reviews in Plant Sciences* **25**(2): 115-137.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. *In* The ecology of natural disturbance and patch dynamics. *Edited by* S.T.A. Pickett, and P.S. White. Academic Press, San Diego. pp. 53-69.
- Bromley, S.W. 1939. Factors influencing tree destruction during the New England hurricane. *Science* **90**(2323): 15-16.
- Burgess, D., C. Robinson, and S. Wetzel. 2005. Eastern white pine response to release 30 years after partial harvesting in pine mixedwood forests. *Forest Ecology and Management* **209**: 117-129.
- Burns, R.M., and B.H. Honkala. 1990. *Silvics of North America*. USDA For. Serv. Agr. Handbook.
- Burton, P.J., C. Messier, G.F. Wectman, E.E. Prepas, W.L. Adamowicz, and R. Tittler. 2003. The current state of boreal forestry and the drive for change. *In* Towards sustainable management of the boreal forest. *Edited by* P.J. Burton, C. Messier, D.W. Smith, and W.L. Adamowicz. NRC Research Press, Ottawa. pp. 1-40.
- Campbell, E.M., Y. Bergeron, and D.A. MacLean. 2008. The severity of budworm-caused growth reductions in balsam fir/spruce stands varies with hardwood content of surrounding forest landscapes. *Forest science* **54**: 195-205.
- Candau, J.-N., V. Abt, and L. Keattley. 2002. Bioclimatic analysis of declining aspen stands in northeastern ontario. *Forest Research Report* **154**.
- Canham, C.D., and O.L. Loucks. 1984. Catastrophic Windthrow in the Presettlement Forests of Wisconsin. *Ecology* **65**(3): 803-809.
- Canham, C.D., M.J. Papaik, and E.F. Latty. 2001. Interspecific variation in susceptibility to windthrow as a function of tree size and storm severity for northern temperate tree species. *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 1-10.
- Cappuccino, N., D. Lavertu, Y. Bergeron, and J. Régnière. 1998. Spruce budworm impact, abundance and parasitism rate in a patchy landscape. *Oecologia* **114**: 236-242.
- Carleton, T.J., and P.F. Maycock. 1994. Woody vegetation responses to fire versus clear-cutting: a comparative survey in the central Canadian boreal forest. *Ecoscience* **1**: 141-152.
- Castelli, J.P., B.B. Casper, J.J. Sullivan, and R.E. Latham. 1999. Early understory succession following catastrophic wind damage in a deciduous forest. *Canadian Journal of Forest Research* **29**: 1997-2002.
- Chen, H.Y.H., and R.V. Popadiouk. 2002. Dynamics of North American boreal mixedwoods. *Environmental Reviews* **10**: 137-166.
- Churchill, G.B., H.H. John, D.P. Duncan, and A.C. Hodson. 1964. Long-term effects of defoliation of aspen by the forest tent caterpillar. *Ecology* **45**(3): 630-633.

Claveau, Y., P.G. Comeau, C. Messier, and C.P. Kelly. 2006. Early above- and below-ground responses of subboreal conifer seedlings to various levels of deciduous canopy removal. *Canadian Journal of Forest Research* **36**(8): 1891-1899.

Clinton, B.D., and C.R. Baker. 2000. Catastrophic windthrow in the southern Appalachians: characteristics of pits and mounds and initial vegetation responses. *Forest Ecology and Management* **126**: 51-60.

Coates, K.D. 1997. Windthrow damage 2 years after partial cutting at the Date Creek silvicultural systems study in the Interior Cedar-Hemlock forests of northwestern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* **27**(10): 1695.

Coates, K.D., and P.J. Burton. 1997. A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. *Forest Ecology and Management* **99**(3): 337-354.

Cooke, B.J., and F. Lorenzetti. 2006. The dynamics of forest tent caterpillar outbreaks in Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management* **226**(1-3): 110-121.

Courtois, R., J.-P. Ouellet, A. Gingras, C. Dussault, and D. Banville. 2001. La situation du caribou forestier au Québec. *Le naturaliste canadien* **125**: 53-63.

Craighead, F.C. 1924. Studies on the spruce budworm *Cacoecia fumiferana* Clem., Pt II. General bionomics and possibilities of prevention and control. Dom. Dept. Agr. Bull.

Daniels, L.D., J. Dobry, K. Klinka, and M.C. Feller. 1997. Determining year of death of logs and snags of *Thuja plicata* in southwestern coastal British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* **27**(7): 1132.

De Grise, J.J. 1944. Enemies of the forest-man or insects? *In* Proc. Roy. Can. Instit. Ser. pp. 52-62.

Deal, R.L., and J.C. Tappeiner. 2002. The effects of partial cutting on stand structure and growth of western hemlock-Sitka spruce stands in southeast Alaska. *Forest Ecology & Management* **159**(3): 173.

Déry, S., L. Bélanger, S. Marchand, and S. Côté. 2000. Succession après épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) dans des sapinières boréales pluviales de seconde venue. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 801-816.

Dils, R.E., and M.W. Day. 1950. Effect of defoliation upon the growth of aspen. Mich. Agr. Exp. Sta. Quart. Bull. **33**: 111-113.

Doyon, F., and D. Bouffard. 2008. Étude sur le bois mort, les microsites et la régénération après chablis catastrophiques dans les érablières du Témiscamingue. Institut Québécois d'aménagement de la forêt feuillue.

Drapeau, P., M. Saint-Germain, L. Imbeau, and A. Nappi. 2009. Standing deadwood for keystone bird species in the eastern boreal forest: Managing for snag dynamics. *Forestry chronicle* **85**(2): 227-234.

Duncan, D.P., and A.C. Hodson. 1958. Influence of forest tent caterpillar upon the aspen forests of Minnesota. *Forest Science* **4**(1): 71-93.

- Evans, A.M., A.E. Camp, M.L. Tyrrell, and C.C. Riely. 2007. Biotic and abiotic influences on wind disturbance in forests of NW Pennsylvania, USA. *Forest Ecology and Management* **245**: 44-53.
- Everham, E.M., and N.V.L. Brokaw. 1996. Forest damage and recovery from catastrophic wind. *The Botanical Review* **62**(2): 113-184.
- Fenton, N., H. Bescond, L. Imbeau, C. Boudreault, P. Drapeau, and Y. Bergeron. 2008. Évaluation sylvicole et écologique de la coupe partielle dans la forêt boréale de la ceinture d'argile. *In* Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec, Québec.
- Fitzgerald, T.D. 1995. The tent caterpillars. Cornell University Press, Cortland, New York.
- Flannigan, M., B.J. Stocks, and B.M. Wotton. 2000. Climate change and forest fires. *The Science of the Total Environment* **262**: 221-229.
- Foster, D.R. 1988. Species and Stand Response to Catastrophic Wind in Central New England, U.S.A. *Journal of Ecology* **76**: 135-151.
- Foster, D.R., and E.R. Boose. 1992. Patterns of forest damage resulting from catastrophic wind in central New England, USA. *Journal of Ecology* **80**: 79-98.
- Franklin, J.F., D.R. Berg, D.A. Thornburgh, and J.C. Tappeiner. 1997. Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention harvest systems. *In* Creating a Forestry for the 21st Century. Edited by K.A. Kohm, Franklin, J.F. (Eds.). Island Press, Washington, DC. pp. 111-140.
- Franklin, J.F., D.B. Lindenmayer, J.A. MacMahon, A. McKee, J. Magnusson, D.A. Perry, R. Waide, and D.R. Foster. 2000. Threads of continuity: There are immense differences between even-aged silvicultural disturbances (especially clearcutting) and natural, such as windthrow, wildfire, and even volcanic eruptions. *Conservation Biology in Practice* **1**: 8-17.
- Franklin, J.F., T.A. Spies, R.V. Pelt, A.B. Carey, D.A. Thornburgh, D.R. Berg, D.B. Lindenmayer, M.E. Harmon, W.S. Keeton, D.C. Shaw, K. Bible, and J. Chen. 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management* **155**(1-3): 399-423.
- Frelich, L.E., and P.B. Reich. 1995. Spatial patterns and succession in a minnesota southern-boreal forest. *Ecological Monographs* **65**(3): 325-346.
- Frey, B.R., V.J. Lieffers, E.H. Hogg, and S.M. Landhausser. 2004. Predicting landscape patterns of aspen dieback: mechanisms and knowledge gaps. *Canadian Journal of Forest Research* **34**(7): 1379-1390.
- Frey, B.R., V.J. Lieffers, S.M. Landhausser, P.G. Comeau, and K.J. Greenway. 2003. An analysis of sucker regeneration of trembling aspen. *Canadian Journal of Forest Research* **33**(7): 1169.
- Fuller, A.K., and D.J. Harrison. 2005. Influence of partial timber harvesting on American martens in north-central Maine. *Journal of Wildlife Management* **69**(2): 710-722.
- Fuller, A.K., D.J. Harrison, and H.J. Lachowski. 2004. Stand scale effects of partial harvesting and clearcutting on small mammals and forest structure. *Forest Ecology and Management* **191**: 373-386.

Fye, R.E., and J.B. Thomas. 1963. Regeneration of balsam fir and spruce about fifteen years following release by spruce budworm attack. *Forestry Chronicle* **39**(4): 385-397.

Galindo-Leal, C., and F.L. Bunnell. 1995. Ecosystem management: Implication and opportunities of a new paradigm. *Forestry Chronicle* **71**(5): 601-606.

Gauthier, S., A. Leduc, Y. Bergeron, and H. Le Goff. 2008a. La fréquence des feux et l'aménagement forestier inspiré des perturbations naturelles. *In* Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec, Québec.

Gauthier, S., M.-A. Vaillancourt, D. Kneeshaw, P. Drapeau, L. De Grandpre, Y. Claveau, and D. Paré. 2008b. Aménagement forestier écosystémique. Origines et fondements. *In* Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec, Québec.

Gendreau-Berthiaume, B., and D. Kneeshaw. 2009. Influence of gap size and position within gaps on light levels. *International Journal of Forestry Research* **vol 2009, Article ID 581412, 8 pages**. doi:10.1155/2009/581412.

Ghent, A.W. 1958. Mortality of overstory trembling aspen in relation to outbreaks of the forest tent caterpillar and the spruce budworm. *Ecology* **39**(2): 222-232.

Ghent, A.W., D.A. Fraser, and J.B. Thomas. 1957. Studies of regeneration in forest stands devasted by the spruce budworm. *Forest Science* **3**(2): 184-208.

Gray, A.N., and T.A. Spies. 1996. Gap size, within-gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. *Journal of Ecology* **84**(5): 635-645.

Gray, A.N., and T.A. Spies. 1997. Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps. *Ecology* **78**(8): 2458-2473.

Greene, D.F., D. Kneeshaw, C. Messier, V.J. Lieffers, D. Cormier, R. Doucet, K.D. Coates, A. Groot, G. Grover, and C. Calogeropoulos. 2002. Modelling silvicultural alternatives for conifer regeneration in the boreal mixedwood stands (aspen/white spruce/ balsam fir). *The Forestry Chronicle* **78**(2): 281-295.

Greene, D.F., J.C. Zasada, L. Sirois, D. Kneeshaw, H. Morin, I. Charron, and M.-J. Simard. 1999. A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research* **29**: 824-839.

Groot, A., and H. Hökkä. 2000. Persistence of suppression effects on peatland black spruce advance regeneration after overstory removal. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 753-760.

Grumbine, R.E. 1994. What Is Ecosystem Management? pp. 27-38.

Haeussler, S., Y. Bergeron, S. Brais, and B.D. Harvey. 2007. Natural dynamics-based silviculture for maintaining plant biodiversity in *Populus tremuloides*-dominated boreal forests of eastern Canada. *Canadian Journal of Botany* **85**(12): 1158-1170.

Haila, Y. 1994. Preserving ecological diversity in boreal forests: Ecological background, research, and management *Annales Zoologici Fennici* **31**: 203-217.

- Hanec, A.C. 1966. Cold-Hardiness in the forest tent caterpillar, *Malacosoma Disstria* Hubner (Lasiocampidae, Lepidoptera). *Journal of Insect Physiology* **12**: 1443-1449.
- Hansen, A.J., T.A. Spies, F.J. Swanson, and J.L. Ohmann. 1991. Conserving biodiversity in managed forest. *Bioscience* **41**(6): 382-392.
- Harestad, A.S., and D.G. Keisker. 1989. Nest tree use by primary cavity-nesting birds in South Central Bristish Colombia. *Canadian Journal of Zoology* **67**(4): 1067-1073.
- Harrison, R.B., F.K.A. Schmiegelow, and R. Naidoo. 2005. Stand-level response of breeding forest songbirds to multiple levels of partial-cut harvest in four boreal forest types. *Canadian Journal of Forest Research* **35**: 1553-1567.
- Hart, S.A., and H.Y.H. Chen. 2008. Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity and composition in boreal forest. *Ecological Monographs* **78**(1): 123-140.
- Harvey, B.D., and S. Brais. 2002. Effects of mechanized careful logging on natural regeneration and vegetation competition in the southeastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* **32**: 653-666.
- Harvey, B.D., and S. Brais. 2007. Partial cutting as an analogue to stem exclusion and dieback in trembling aspen (*populus tremuloides*) dominated boreal mixedwood: implication for deadwood dynamics. *Canadian Journal of Forest Research* **37**: 1525-1533.
- Harvey, B.D., A. Leduc, and Y. Bergeron. 1995. Early postharvest succession in relation to site type in the southern boreal forest of Quebec. *Canadian journal of forest research* **25**(10): 1658-1672.
- Harvey, B.D., A. Leduc, S. Gauthier, and Y. Bergeron. 2002. Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *Forest Ecology and Management* **155**: 369-385.
- Hautala, H., J. Jalonen, S. Laaka-Lindberg, and I. Vanha-Majamaa. 2004. Impacts of retention felling on coarse woody debris (CWD) in mature boreal spruce forests in Finland. *Biodiversity & Conservation* **13**(8): 1541-1554.
- Hildahl, V., and W.A. Reeks. 1960. Outbreaks of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria* Hbn., and their effects on stands of trembling aspen in Manitoba and Saskatchewan. *Canadian Entomologist* **90**: 199-209.
- Hogg, E.H., J.P. Brandt, and B. Kochtubajda. 2002. Growth and dieback of aspen forests in northwestern Alberta, Canada, in relation to climate and insects. *Canadian Journal of Forest Research* **32**: 823-832.
- Hollenbeck, J.P., and W.J. Ripple. 2008. Aspen snag dynamics, cavity-nesting birds, and trophic cascades in Yellowstone's northern range. *Forest Ecology & Management* **255**(3/4): 1095-1103.
- Holmes, R.L. 1997. Dendrochronology program library, version 1997-1. Laboratory of Tree-ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona, USA.

- Huggard, D.J., W. Klenner, and A. Vyse. 1999. Windthrow following four harvest treatments in an Engelmann spruce -- subalpine fir forest in southern interior British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* **29**(10): 1547-1556.
- Humbert, L., D. Gagnon, D. Kneeshaw, and C. Messier. 2007. A shade tolerance index for common understory species of northeastern North America. *Ecological Indicators* **7**(1): 195-207.
- Hunter, M.L.J. 1999. Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Imbeau, L., and A. Desrochers. 2002. Foraging ecology and use of drumming trees by three-toed woodpeckers. *Journal of Wildlife Management* **66**(1): 222-231.
- Jardon, Y., H. Morin, and P. Dutilleul. 2003. Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 1947-1961.
- Jones, T.A., and S.C. Thomas. 2004. The time course of diameter increment responses to selection harvests in *Acer saccharum*. *Canadian Journal of Forest Research* **34**: 1525-1533.
- Kemball, K.J., G.G. Wang, and Q.-L. Dang. 2006. Response of understory plant community of boreal mixedwood stands to fire, logging, and spruce budworm outbreak. *Canadian Journal of Botany* **83**(12): 1550-1560.
- Klenner, W., and T.P. Sullivan. 2003. Partial and clear-cut harvesting of high-elevation spruce-fir forests: implications for small mammal communities. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 2283-2296.
- Klenner, W., and T.P. Sullivan. 2009. Partial and clearcut harvesting of dry Douglas-fir forests: Implications for small mammal communities. *Forest Ecology and Management* **257**: 1078-1086.
- Kneeshaw, D., and Y. Bergeron. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology* **79**(3): 783-794.
- Kneeshaw, D., and Y. Bergeron. 1999. Spatial and temporal patterns of seedling and sapling recruitment within canopy gaps caused by spruce budworm. *Ecoscience* **6**(2): 214-222.
- Kneeshaw, D., Y. Bergeron, and L. De Grandpre. 1998. Early response of *Abies balsamea* seedlings to artificially created openings. *Journal of Vegetation Science* **9**(4): 543-550.
- Kneeshaw, D., H. Williams, E. Nikinmaa, and C. Messier. 2002. Patterns of above- and below-ground response of understory conifer release 6 years after partial cutting. *Canadian Journal of Forest Research* **32**: 255-265.
- Kneeshaw, D.D., and M. Prévost. 2007. Natural canopy gap disturbances and their role in maintaining mixed-species forests of central Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* **37**(9): 1534-1544.
- Krause, C. 1997. The use of dendrochronological material from buildings to get information about past spruce budworm outbreaks. *Canadian Journal of Forest Research* **27**: 69-75.

- Krause, C., and H. Morin. 1995. Changes in radial increment in stems and roots of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) after defoliation by spruce budworm. *The Forestry Chronicle* **71**(6): 747-754.
- Kulman, H.M. 1971. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. *Annual Review of Entomology* **16**: 289-324.
- Kuuluvainen, T. 2002a. Introduction. Disturbance dynamics in boreal forests: defining the ecological basis of restoration and management of biodiversity. *Silva Fennica* **36**(1): 5-12.
- Kuuluvainen, T. 2002b. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silva Fennica* **36**(1): 97-125.
- Kuuluvainen, T., and R. Kalmari. 2003. Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old growth forest in southern Finland. *Annales Botanici Fennici* **40**: 401-413.
- Lance, A.N., and M. Phinney. 2001. Bird responses to partial retention timber harvesting in central interior British Columbia. *Forest Ecology and Management* **142**: 267-280.
- Landres, P.B., P. Morgan, and F.J. Swanson. 1999. Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems. *Ecological Applications* **9**(4): 1179-1188.
- Lässig, R., and S.A. Močálov. 2000. Frequency and characteristics of severe storms in the Urals and their influence on the development, structure and management of the boreal forests. *Forest Ecology and Management* **2000**(135).
- Latham, P., and J. Tappeiner. 2002. Response of old-growth conifers to reduction in stand density in western Oregon forests. *Tree Physiology* **22**: 137-146.
- Légaré, S., D. Paré, and Y. Bergeron. 2004. The responses of black spruce growth to an increased proportion of aspen in mixed stands. *Canadian Journal of Forest Research* **34**(2): 405-416.
- Légaré, S., D. Paré, and Y. Bergeron. 2005. Influence of aspen on forest floor properties in black spruce-dominated stands. *Plant Soil* **275**: 207-220.
- Lertzman, K.P., and C.J. Krebs. 1991. Gap-phase structure of a subalpine old-growth forest. *Canadian journal of forest research* **21**(12): 1730-1741.
- Lieffers, V.J., and J.A. Beck. 1994. A semi-natural approach to mixedwood management in the prairie provinces. *The Forestry Chronicle* **70**(3): 260-264.
- Lieffers, V.J., C. Messier, P.J. Burton, J.C. Ruel, and B.E. Grover. 2003. Nature-based silviculture for sustaining a variety of boreal forest values. *In Towards sustainable management of the boreal forest. Edited by P.J. Burton, C. Messier, D.W. Smith, and W.L. Adamowicz. NRC Research Press, Ottawa.*
- Lorimer, C.G. 1977. The Presettlement Forest and Natural Disturbance Cycle of Northeastern Maine. *Ecology* **58**(1): 139-148.

- MacDonald, G.B., M.L. Cherry, and D.J. Thompson. 2004. Effect of harvest intensity on development of natural regeneration and shrubs in an Ontario boreal mixedwood stand. *Forest Ecology and Management* **189**(1-3): 207-222.
- MacDonald, G.B., and D.J. Thompson. 2003. Responses of planted conifers and natural hardwood regeneration to harvesting, scalping, and weeding on a boreal mixedwood site. *Forest Ecology and Management* **182**(1-3): 213-230.
- MacLean, D.A. 1980. Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks: a review and discussion. *Forestry Chronicle* **56**(5): 213-221.
- MacLean, D.A. 1988. Effects of spruce budworm outbreaks on vegetation, structure, and succession of balsam fir forests on Cape Breton Island, Canada. *Plant form and vegetation structure*: 253-261.
- MacLean, D.A., and D.P. Ostaff. 1989. Patterns of balsam fir mortality caused by an uncontrolled spruce budworm outbreak. *Canadian Journal of Forest Research* **19**: 1087-1095.
- Maguire, D.A., D.B. Mainwaring, and C.B. Halpern. 2006. Stand dynamics after variable-retention harvesting in mature Douglas-fir forests of western North America. *Allgemeine Forst und Jagtzeitung* **177**: 120-131.
- Man, R., G.J. Kayahara, J.A. Rice, and G.B. MacDonald. 2008. Eleven-year responses of a boreal mixedwood stand to partial harvesting: Light, vegetation, and regeneration dynamics. *Forest Ecology and Management* **255**: 697-706.
- Man, R., J.A. Rice, and G.B. MacDonald. 2009. Long-term response of planted conifers, natural regeneration, and vegetation to harvesting, scalping, and weeding on a boreal mixedwood site. *Forest Ecology and Management* **258**: 1225-1234.
- Marks, P.L. 1974. The Role of Pin Cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the Maintenance of Stability in Northern. *Ecological Monographs* **44**(1): 73-88.
- Martin, K., K.E.H. Aitken, and K.L. Wiebe. 2004. Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: nest characteristics and niche partitioning. *Condor* **106**(1): 5-19.
- McCarthy, J. 2001. Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests. *Environmental Review* **9**: 1-59.
- McDowell, N., J.R. Brooks, S.A. Fitzgerald, and B.J. Bond. 2003. Carbon isotope discrimination and growth response of old *Pinus ponderosa* trees to stand density reductions. *Plant, Cell and Environment* **26**(4): 631-644.
- McRae, D.J., L.C. Duchesne, B. Freedman, T.J. Lynham, and S. Woodley. 2001. Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management. *Canadian Journal of Forest Research* **9**: 223-260.
- Morin, H. 1990. Analyse dendroécologique d'une sapinière issue d'un chablis dans la zone boréale, Québec. *Canadian Journal of Forest Research* **20**: 1753-1758.

- Morin, H. 1994. Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the Boreal Zone of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **24**: 730-741.
- Morin, H., and D. Laprise. 1990. Histoire récente des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du lac Saint-Jean (Québec) : une analyse dendrochronologique. *Canadian Journal of Forest Research* **20**: 1-8.
- Morin, H., and D. Laprise. 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **23**: 1497-1506.
- Morin, H., and D. Laprise. 1997. Seedling bank dynamics in boreal balsam fir forest. *Canadian Journal of Forest Research* **27**: 1442-1451.
- Motta, R., R. Berretti, E. Lingua, and P. Piussi. 2006. Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps. *Forest Ecology & Management* **235**(1-3): 155-163.
- Nakashizuka, T. 1989. Role of Uprooting in Composition and Dynamics of an Old-growth Forest in Japan. *Ecology* **70**(5): 1273-1278.
- Narukawa, Y., S. Iida, H. Tanouchi, S. Abe, and S.-I. Yamamoto. 2003. State of fallen logs and the occurrence of conifer seedlings and saplings in boreal and subalpine old-growth forests in Japan. *Ecological Research* **18**(3): 267-277.
- Niemelä, J. 1999. Management in relation to disturbance in the boreal forest. *Forest Ecology and Management* **115**: 127-134.
- Norton, M.R., and S.J. Hannon. 1997. Songbird response to partial-cut logging in the boreal mixedwood forest of Alberta. *Canadian Journal of Forest Research* **27**: 44-53.
- Osawa, A. 1994. Seedling responses to forest canopy disturbance following a spruce budworm outbreak in Maine. *Canadian Journal of Forest Research* **24**: 850-859.
- Overpeck, J.T., D. Rind, and R. Goldberg. 1990. Climate-induced changes in forest disturbance and vegetation. *Nature* **343**(6253): 51-53.
- Paré, D., Y. Bergeron, and C. Camiré. 1993. Changes in the forest floor of canadian southern boreal forest after disturbance. *Journal of Vegetation Science* **4**(6): 811-818.
- Paré, D., P. Rochon, and S. Brais. 2002. Assessing the geochemical balance of managed boreal forests. *Ecological Indicators* **1**(4): 293-311.
- Parent, S., and J.C. Ruel. 2002. Chronologie de la croissance chez les semis de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill) après une coupe à blanc avec protection de la régénération. *Forestry chronicle* **78**: 876-885.
- Parent, S., M.-J. Simard, H. Morin, and C. Messier. 2003. Establishment and dynamics of the balsam fir seedling bank in old forests of northeastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **33**(4): 597.

- Payer, D.C., and D.J. Harrison. 2000. Structural differences between forests regenerating following spruce budworm defoliation and clear-cut harvesting: implications for marten. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 1965-1972.
- Payer, D.C., and D.J. Harrison. 2003. Influence of forest structure on habitat use by American marten in an industrial forest. *Forest Ecology and Management* **179**: 145-156.
- Pearce, J., and L. Venier. 2005. Small mammals as bioindicators of sustainable boreal forest management. *Forest Ecology & Management* **208**(1-3): 153-175.
- Peltzer, D.A., M.L. Bast, S.D. Wilson, and A.K. Gerry. 2000. Plant diversity and tree responses following contrasting disturbances in boreal forest. *Forest Ecology and Management* **127**: 191-203.
- Perron, N., L. Bélanger, and M.-A. Vaillancourt. 2008. Organisation spatiale des peuplements et de la forêt résiduelle sous régimes de feu et de coupes. In *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presses de l'Université du Québec, Québec.
- Peterson, C.H. 2000. Damage and recovery of tree species after two different tornadoes in the same old growth forest: a comparison of infrequent wind disturbances. *Forest Ecology and Management* **135**: 237-252.
- Peterson, C.H. 2007. Consistent influence of tree diameter and species on damage in nine eastern North America tornado blowdowns. *Forest Ecology and Management* **250**: 96-108.
- Peterson, C.H., W.P. Carson, B.C. McCarthy, and S.T.A. Pickett. 1990. Microsite Variation and Soil Dynamics within Newly Created Treefall Pits and Mounds. *Oikos* **58**: 39-46.
- Peterson, C.H., and S.T.A. Pickett. 1990. Microsite and elevation influences on early forest regeneration after catastrophic windthrow. *Journal of Vegetation Science* **1**: 657-662.
- Peterson, C.H., and S.T.A. Pickett. 1991. Treefall and resprouting following catastrophic windthrow in an old-growth hemlock hardwoods forest. *Forest Ecology and Management* **42**: 205-217.
- Peterson, C.H., and S.T.A. Pickett. 1995. Forest Reorganization: A Case Study in an Old-Growth Forest Catastrophic Blowdown. *Ecology* **76**(3): 763-774.
- Pham, A.T., L. De Grandpre, S. Gauthier, and Y. Bergeron. 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **34**(2): 353-364.
- Pickett, S.T.A. 1983. Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in community dynamics. *Tropical Ecology* **24**: 69-84.
- Pickett, S.T.A., and P.S. White. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando, FL.
- Piense, H. 1980. Effects of insect defoliation on growth and foliar nutrients of young Balsam fir. *Forest Science* **26**(4): 665-673.
- Platt, W.J., and D.R. Strong. 1989. Special feature: gaps in forest ecology. *Ecology* **70**(3): 535.

- Pothier, D., and M. Prévost. 2008. Regeneration development under shelterwoods in a lowland red spruce & balsam fir stand. *Canadian Journal of Forest Research* **38**(1): 31-39.
- Prévost, M. 2008. Effect of cutting intensity on microenvironmental conditions and regeneration dynamics in yellow birch "conifer stands. *Canadian Journal of Forest Research* **38**(2): 317-330.
- Prévost, M., and D. Pothier. 2003. Partial cuts in a trembling aspen – conifer stand: effects on microenvironmental conditions and regeneration dynamics. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 1-15.
- Putz, F.E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* **64**(5): 1069-1074.
- Qinghong, L.H., and H. Hytteborn. 1991. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea-Abies* forest. *Journal of Vegetation Science* **2**(3): 391-402.
- Reich, P.B., P. Bakken, D. Carlson, L.E. Frelich, S.K. Friedman, and D.F. Grigal. 2001. Influence of logging, fire, and forest type on biodiversity and productivity in southern boreal forests. *Ecology* **82**(10): 2731-2748.
- Reier, U., E.-L. Tuvi, M. Partel, R. Kalamees, and M. Zobel. 2005. Threatened herbaceous species dependent on moderate forest disturbances: A neglected target for ecosystem-based silviculture. *Scandinavian Journal of Forest Research* **20**(Supplement 6): 145-152.
- Reyes, G. 2009. Les dynamiques des perturbations naturelles dans les peuplements d'abies balsameabetsula spp. Du sud du québec : examen des variables spatio-temporelles qui affectent la diversité et l'abondance de la végétation. *In* Département Sciences Biologique. UQAM, Montréal.
- Reyes, G., D. Kneeshaw, L. De Grandpre, and A. Leduc. 2009. Change in woody vegetation abundance and diversity after natural disturbances causing different levels of mortality. *Journal of Vegetation Science* **In press**.
- Ricard, J.P., and C. Messier. 1996. Abundance, growth and allometry of red raspberry (*Rubus idaeus* L.) along a natural light gradient in a northern hardwood forest. *Forest Ecology & Management* **81**(1-3): 153-160.
- Rich, R.L., L.E. Frelich, and P.B. Reich. 2007. Wind-throw mortality in the southern boreal forest: effects of species, diameter and stand age. *Journal of Ecology* **95**: 1261-1273.
- Roland, J., and W.J. Kaupp. 1995. Reduced transmission of forest tent caterpillar NPV at the forest edge. *Environmental Entomology* **24**: 1175-1178.
- Roland, J., B.G. Mackey, and B.J. Cooke. 1998. Effects of climate and forest structure on duration of forest tent caterpillar outbreaks across central Ontario, Canada *Canadian Journal of Botany* **130**(5): 703-714.
- Roland, J., and P.D. Taylor. 1997. Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature* **386**: 710-713.
- Rose, A.H. 1958. The effect of defoliation on foliage production and radial growth of quaking aspen. *Forest Science* **4**: 335-342.

- Rothman, L.D., and J. Roland. 1998. Forest fragmentation and colony performance of forest tent caterpillar. *Ecography* **21**(4): 383-391.
- Royama, T. 1984. Population dynamics of the spruce budworm *choristoneura fumiferana*. *Ecological Monographs* **54**(4): 429-462.
- Ruel, J.-C. 2000. Factors influencing windthrow in balsam fir forests: from landscape studies to individual tree studies. *Forest Ecology and Management* **135**: 169-178.
- Ruel, J.-C., and R. Benoit. 1999. Analyse du chablis du 7 novembre 1994 dans les régions de Charlevoix et de la Gaspésie, Québec, Canada. *The Forestry Chronicle* **75**(2): 293-301.
- Ruel, J.-C., C. Messier, R. Doucet, Y. Claveau, and P. Comeau. 2000. Morphological indicators of growth response of coniferous advance regeneration to overstory removal in the boreal forest. *Forestry Chronicle* **76**(4): 633-642.
- Ruel, J.C., P. Raymond, and M. Pineau. 2003. Windthrow after shelterwood cutting in balsam fir stands. *Northern Journal of Applied Forestry* **20**: 5-13.
- Runkle, J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. *In Ecology of natural disturbance and patch dynamics / edited by S.T.A. Pickett, P.S. White. Orlando, Fla. : Academic Press, 1985. pp. 17-33.*
- Runkle, J.R., and T.C. Yetter. 1987. Treefalls revisited: gap dynamics in the southern Appalachians. *Ecology* **68**(2): 417-424.
- Sainte-Marie, G. 2009. Interactions entre le peuplier faux-tremble et l'épinette noire en forêt boréale de l'ouest du Québec. *In Science Biologique. Université du Québec à Montréal, Montréal. p. 91.*
- Saucier, J.P.d. 2009. Écologie forestière. Chapitre 4. *In Manuel de foresterie. Edited by R. Doucet, and M. Côté. Éditions MultiMondes, Québec.*
- Schaetzl, R.J., S.F. Burns, D.L. Johnson, and T.W. Small. 1989. Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. *Vegetatio* **79**: 165-176.
- Schulte, L.A., and D.J. Mladenoff. 2005. Severe wind and fires regimes in Northern forests: historical variability at the regional scale. *Ecology* **86**(2): 431-445.
- Scott, R.E., and S.J. Mitchell. 2005. Empirical modelling of windthrow risk in partially harvested stands using tree, neighbourhood, and stand attributes. *Forest Ecology & Management* **218**(1-3): 193-209.
- Seischab, F.K., and D. Orwig. 1991. Catastrophic Disturbances in the Presettlement Forests of Western New York. *Torrey Botanical Society* **118**(2): 117-122.
- Shen, G., J.A. Moore, and C.R. Hatch. 2000. The effect of habitat type and rock type on individual tree basal area growth response to nitrogen fertilization. *Canadian journal of forest research* **30**(4): 613-623.

- Silva, G., J.-C. Ruel, and D. Pin. 1998a. Influence de quelques défauts externes sur la stabilité des arbres face à une simulation mécanique de l'action du vent. *Canadian Journal of Forest Research* **28**: 123-131.
- Silva, G., J.C. Ruel, M. Samson, and D. Pin. 1998b. Influence de quelques défauts externes sur la stabilité des arbres face à une simulation mécanique de l'action du vent. *Canadian journal of forest research* **28**(1): 123-131.
- Simard, M.J., Y. Bergeron, and L. Sirois. 1998. Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrate. *Journal of Vegetation Science* **9**: 575-582.
- Sippell, W.L. 1962. Outbreaks of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria* Hbn., a periodic defoliator of broad-leaved trees in Ontario. *Canadian Entomologist* **94**: 408-416.
- Spies, T.A. 1998. Forest Structure: A Key to the Ecosystem. *Northwest Science* **72**(2): 34-39.
- Stairs, G.R. 1966. Transmission of virus in tent caterpillar populations. *Canadian Entomologist* **98**: 1100-1104.
- Stephens, E.P. 1956. The Uprooting of Trees: A Forest Process. *Soil Science Society of America Journal* **20**: 113-116.
- Stewart, J.D., S.M. Landhausser, K.J. Stadt, and V.J. Lieffers. 2000. Regeneration of white spruce under aspen canopies: seeding, planting, and site preparation. *Western journal of applied forestry* **15**(4): 177-182.
- Su, Q., D.A. MacLean, and T.D. Needham. 1996. The influence of hardwood content on balsam fir defoliation by spruce budworm. *Canadian Journal of Forest Research* **26**: 1620-1628.
- Swaine, J.M. 1933. The relation of insect activities to forest development as exemplified in the forests of eastern North America. *Sci. Agr.* **14**(1): 8-31.
- Tallmon, D., and L.S. Mills. 1994. Use of logs within home ranges of California red-backed voles on a remnant of forest. *Journal of Mammalogy* **75**(1): 97-101.
- Thorpe, H.C., and S.C. Thomas. 2007. Partial harvesting in the Canadian boreal: Success will depend on stand dynamic responses. *The Forestry Chronicle* **83**(3): 319-325.
- Thorpe, H.C., S.C. Thomas, and J.P. Caspersen. 2007. Residual-tree growth responses to partial stand harvest in the black spruce (*Picea mariana*) boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* **37**(9): 1563-1571.
- Ulanova, N.G. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management* **135**: 155-167.
- Urban, S.T., V.J. Lieffers, and S.E. Macdonald. 1994. Release in radial growth in the trunk and structural roots of white spruce as measured by dendrochronology. *Canadian journal of forest research* **24**(8): 1550-1556.

- Vaillancourt, M.-A. 2008. Effets des régimes de perturbation par le chablis sur la biodiversité et les implications pour la récupération. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Québec. p. 69.
- Valverde, T., and J. Silvertown. 1997. Canopy closure rate and forest structure. *Ecology* **78**(5): 1555-1562.
- Van Wagner, C.E. 1968. The line intersect method in forest fuel sampling. *Forest Science* **14**: 20-26.
- Van Wagner, C.E. 1982. Practical aspects of the line intersect method. Petawawa National Forestry Institute, Can. For. Serv. Inf. Rep. PI-X-12.
- Vanderwel, M.C., J.R. Malcolm, and S.C. Mills. 2007. A meta-analysis of bird responses to uniform partial harvesting across North America. *Conservation Biology* **21**(5): 1230-1240.
- VanPelt, R., and J.F. Franklin. 1999. Response of understory trees to experimental gaps in old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications* **9**(2): 504-512.
- Veblen, T.T., D.W. Kulakowski, K.S. Eisenhart, and W.L. Baker. 2001. Subalpine forest damage from a severe windstorm in northern Colorado. *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 2089-2097.
- Volney, W.J.A., and R.A. Fleming. 2000. Climate change and impacts of boreal forest insects. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **82**: 283-294.
- Volney, W.J.A., and K.G. Hirsch. 2005. Disturbing forest disturbances. *Forestry Chronicle* **81**(5): 662-668.
- Walter, S.T., and C.C. Maguire. 2004. Conifer response to three silvicultural treatments in the Oregon Coast Range foothills. *Canadian Journal of Forest Research* **34**(9): 1967-1978.
- Webb, S.L. 1989. Contrasting Windstorm Consequences in Two Forests, Itasca State Park, Minnesota. *Ecology* **70**(4): 1167-1180.
- Webb, S.L., and S.E. Scanga. 2001. Windstorm disturbances without patch dynamics: twelve years of change in a minnesota forest. *Ecology* **82**(3): 893.
- Weir, J.M.H., E.A. Johnson, and K. Miyanishi. 2000. Fire frequency and the spatial age mosaic of the mixed-wood boreal forest in western Canada. *Ecological applications* **10**(4): 1162-1177.
- Wellington, W.G., J.J. Fettes, K.B. Turner, and R.M. Belyea. 1950. Physical and biological indicators of the development of outbreaks of spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.). *Canadian Journal of Research* **28** (D)(6): 308-331.
- Whitney, G.G. 1986. Relation of Michigan's Presettlement Pine Forests to Substrate and Disturbance History. *Ecology* **67**(6): 1548-1559.
- Whitney, R.D. 1989a. Root rot damage in naturally regenerated stands of spruce and balsam fir in Ontario. *Canadian journal of forest research* **19**(3): 295-308.
- Whitney, R.D. 1989b. Root rot damage in naturally regenerated stands of spruce and balsam fir in Ontario. *Canadian Journal of Forest Research* **19**: 295-308.

Witter, J.A., W.J. Mattson, and H.M. Kulman. 1975. Numerical analysis of a forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) outbreak in northern Minnesota. *Canadian Entomologist* **107**: 837-854.

Wright, E.F., K.D. Coates, and P. Bartemucci. 1998. Regeneration from seed of six tree species in the interior cedar-hemlock forests of British Columbia as affected by substrate and canopy gap position. *Canadian Journal of Forest Research* **28**(9): 1352-1364.

Youngblood, A.P. 1991. Radial growth after a shelterwood seed cut in a mature stand of white spruce in interior Alaska. *Canadian journal of forest research* **21**(3): 410-413.

Zhang, Q., K.S. Pregitzer, and D.D. Reed. 1999. Catastrophic disturbance in the presettlement forests of the Upper Peninsula of Michigan. *Canadian Journal of Forest Research* **29**: 106-114.

Zielonka, T., and M. Niklasson. 2001. Dynamics of dead wood and regeneration pattern in natural spruce forest in the Tatra Mountains, Poland. *Ecological Bulletins* **49**: 159-163.